



AGRICULTURAL RESEARCH INSTITUTE
PUSA

Zeitschrift

für

WISSENSCHAFTLICHE ZOOLOGIE

begründet

von

Carl Theodor v. Siebold und Albert v. Kölliker

herausgegeben von

Albert v. Kölliker

und

Ernst Ehlers

Professor a. d. Universität zu Würzburg

Professor a. d. Universität zu Göttingen

Achtundsiebzigster Band

Mit 24 Tafeln, 2 Ausschlagtabellen und 158 Figuren im Text

LEIPZIG

Verlag von Wilhelm Engelmann

1905.

Inhalt des achtundsiebzigsten Bandes.

Erstes Heft.

Ausgegeben den 20. September 1904.

| | Seite |
|---|-------|
| Untersuchungen über den Bau der Zelle. IV. Zum histologischen Wert der Zelle. Von Emil Rohde. (Mit Taf. I—VII und 102 Figuren im Text.) | 1 |
| Zur Frage über den Bau der Schwimmblase. Von D. Deineka. (Mit Taf. VIII, IX und 6 Figuren im Text.) | 149 |

Zweites Heft.

Ausgegeben den 1. November 1904.

| | |
|---|-----|
| Die physiologische Morphologie der Verdauungsorgane bei <i>Aphrodite aculeata</i> . Von H. Jordan. (Mit Taf. X.) | 165 |
| Marine Turbellarien Orotavas und der Küsten Europas. Von L. v. Graff. (Mit Taf. XI—XIII.) | 190 |
| Das Duftorgan von <i>Phassus Schamyl</i> Chr. I. Anatomisch-histologischer Teil. Von P. Deegener. (Mit Taf. XIV.) | 245 |
| II. Ethologischer Teil. Von Chatschatur Schaposchnikow. | 255 |
| Über den Perinealsack von <i>Cavia cobaya</i> und seine Drüsen. Von Siegfried Grosz. (Mit 5 Figuren im Text.) | 261 |
| Über den Thorax von <i>Gryllus domesticus</i> , mit besonderer Berücksichtigung des Flügelgelenks und dessen Bewegung. Erster Teil. Das Skelett. Von Friedrich Voß. (Mit Taf. XV, XVI und 8 Figuren im Text.) | 268 |

Drittes Heft.

Ausgegeben den 24. Januar 1905.

| | |
|---|-----|
| Über den Thorax von <i>Gryllus domesticus</i> , mit besonderer Berücksichtigung des Flügelgelenks und dessen Bewegung. Zweiter Teil. Die Muskulatur. Von Friedrich Voß. (Mit 2 Ausschlagtabellen und 15 Figuren im Text.) | 355 |
| Der feinere Bau der Nebenniere des Meerschweinchens. Von Franz Fuhrmann. (Mit Taf. XVII u. XVIII.) | 522 |

Viertes Heft.

Ausgegeben den 21. Februar 1905.

| | Seite |
|---|-------|
| Untersuchungen über den Bau der <i>Limnadia lenticularis</i> L. Von Michael Nowikoff. (Mit Taf. XIX—XXII und 5 Figuren im Text.) . . . | 561 |
| Der Tentakelapparat von <i>Dactylebra calcarata</i> . Von Ludwig Cohn. Mit Taf. XXIII und 1 Figur im Text.) | 620 |
| Über den Thorax von <i>Gryllus domesticus</i> , mit besonderer Berücksichtigung des Flügelgelenks und dessen Bewegung. Dritter Teil. Die Mechanik. Von Friedrich Voß. (Mit Taf. XXIV und 16 Figuren im Text.) | 645 |
| Vierter Teil. Vergleich der Orthopteren, besonders des <i>Gryllus domesticus</i> mit den übrigen höheren Insektenordnungen | 697 |

Untersuchungen über den Bau der Zelle.

IV. Zum histologischen Wert der Zelle.

Von

Prof. Dr. Emil Rohde

(Breslau).

Mit Tafel I—VII und 102 Figuren im Text.

Inhalt.

| | Seite |
|---|-------|
| I. Spezieller Teil. | 4 |
| 1. Das Trophosphonium HOLMGRENS und das Wachstum der Zellen resp. die Neubildung von Zellsubstanz | 4 |
| A. HOLMGRENS Befunde | 4 |
| B. Eigene Beobachtungen. | 11 |
| a. Altes | 11 |
| b. Neues | 28 |
| C. Parallele zwischen Ganglienzelle und Geschlechtszelle. | 41 |
| 2. Zerfall und Neuentstehung von Zellen | 47 |
| 3. Unvollkommene Trennung der Zellen im tierischen und pflanzlichen Körper | 67 |
| A. Die Zellen stehen durch Fortsätze in Verbindung | 68 |
| a. Gleiche Gewebszellen verbinden sich | 68 |
| Bindegewebszellen, Knorpelzellen, Knochenzellen. | 68 |
| Neurogliazellen | 70 |
| Epithelzellen | 70 |
| Muskelzellen | 73 |
| Ganglienzellen. | 73 |
| b. Verschiedenartige Gewebszellen verbinden sich | 74 |
| Epithelzellen und Bindegewebszellen | 74 |
| Epithelzellen und Muskelzellen | 74 |
| Eizellen und Follikelzellen | 75 |
| Ganglienzellen und Epithelzellen | 75 |
| Ganglienzellen und Muskelzellen | 75 |

| | |
|--|----|
| B. Die Zellen verschmelzen mit ihren Körpern auf größere Strecken und erscheinen als einheitliche mehrkernige Protoplasamasse | 76 |
| a. Gleiche Gewebszellen verschmelzen | 76 |
| Epithelzellen | 76 |
| Follikelzellen | 76 |
| Bindegewebszellen | 77 |
| Muskelzellen | 78 |
| b. Verschiedenartige Gewebszellen verschmelzen | 78 |
| Ganglienzellen und Neurogliazellen | 78 |
| Eizellen und Nährzellen resp. Wachstumszellen | 78 |
| Samenzellen und Nährzellen | 78 |
| Muskelzellen und Subcuticula | 79 |
| C. Verschiedene Zellen beteiligen sich am Aufbau einer Zelle | 80 |
| Eizelle und Spermatozoon | 80 |
| Eizelle und Wachstumszellen | 81 |
| Ganglienzelle und Neurogliazellen | 83 |
| D. Aus einer Zelle gehen durch fortgesetzte Kernteilungen vielkernige Protoplasamassen hervor | 84 |
| a. Die aus der Kernteilung hervorgehenden Kerne erscheinen gleich | 84 |
| Actinosphaerium | 84 |
| Cöloblasten (<i>Caulerpa</i>) | 84 |
| Muskelprimitivbündel | 84 |
| Insektenei | 84 |
| Embryosack der Phanerogamen | 84 |
| Fragmentierung (Riesenzellen des Knochenmarks, Muskelzellen von Insekten, Ganglienzellen) | 84 |
| b. Die aus der Kernteilung hervorgehenden Kerne sind der Form, Struktur und Qualität nach ungleich | 85 |
| Chromatophore der Cephalopoden | 85 |
| VERSONSche Zelle der Insekten | 86 |
| E. In Syneytien, welche durch Verschmelzung qualitativ gleicher Zellen entstanden sind, differenzieren sich qualitativ verschiedene Kerne resp. Zellen | 88 |
| a. Insektenovarien | 88 |
| b. Spinalganglien | 88 |
| c. Glatte Muskelfaser: Die glatte Muskelfaser hat nicht den Wert einer Zelle | 88 |

| | Seite |
|--|-------|
| Vergleichend-histologischer Exkurs über das glatte Muskelgewebe | 89 |
| F. Die Gewebe entwickeln sich von vornherein syncytial. | 97 |
| Hypodermis und Muskulatur der Echinorhynchen | 97 |
| G. In einer einheitlichen Grundmasse tritt eine ver- schiedenartige gewebliche Differenzierung ein . . . | 98 |
| Oesophagus der Nematoden | 98 |
| 4. Intercellular- und Cuticularsubstanzen | 99 |
| A. Knorpelgewebe, fibrilläres Bindegewebe | 99 |
| B. Cuticula der Nematoden | 100 |
| 5. Fremdkörper in der Zelle | 102 |
| A. Gefäße in den Ganglienzellen | 102 |
| B. Muskelzellen durchsetzen Epithelzellen | 102 |
| C. Tracheen in den verschiedensten Gewebszellen der In- sekten | 103 |
| 6. Selbständigkeit des Kerns | 103 |
| II. Zusammenfassung und Allgemeines | 111 |
| 1. Unzulänglichkeit der heutigen Zellenlehre | 111 |
| 2. Selbständigkeit des Kerns | 126 |
| 3. Die Zellen setzen sich aus Chondren (Granula) zusammen, welche die eigentlichen Elementarorganismen im Tier- und Pflanzenreich darstellen | 129 |
| 4. Verhältnis von Zellkern und Zelleib der Metazoen und In- fusorien zum Zentralkörper (BÜTSCHLI) der Bakterien und die Bedeutung der Chromidien resp. Chromidialnetze (R. HERRWIG) der Rhizopoden resp. Monothalamien für den Be- griff Protoplasma | 136 |
| 5. Bau der Chondren | 143 |
| 6. Genese der Zelle | 145 |
| Schlußbemerkung | 146 |
| Tafelerklärung | 146 |

I. Spezieller Teil.

1. Das Trophospongium Holmgrens und das Wachstum der Zellen resp. die Neubildung von Zellsubstanz.

A. Holmgrens Befunde.

HOLMGREN hat in einer Reihe von Aufsätzen über Saftkanälchen, die in Zellen, besonders den Nervenzellen, vorkommen, berichtet und dieselben Trophospongien genannt. Über das Wesen und die Bedeutung derselben hat er sich sehr verschieden geäußert.

Anfangs hielt er sie für Kanäle, die mit gleichgebauten extracellulären Bildungen im Zusammenhang stünden. In seiner ersten Mitteilung¹ nennt er sie »endocellulär lokalisierte Netze von Saftkanälchen«, die besonders bei den Spinalganglienzellen des Kaninchens gut zu sehen wären.

In einem zweiten Aufsatze² unterscheidet er bei den Saftkanälchen, auch diesmal wieder von den Spinalganglienzellen des Kaninchens, zwei verschiedene Modifikationen, nämlich »teils ein vergleichsweise dichteres Netzwerk von feinen parallelwandigen Kanälchen, teils ein mehr lockeres Netz aus teilweise breitem, spaltenähnlichen Röhren« und betont auch hier wieder den Zusammenhang dieser Kanälchen mit extracellulären Spalten.

In einem dritten Aufsatze³, der sich nicht nur auf die Spinalganglienzellen des Kaninchens, sondern auch auf diejenigen des Hundes, der Katze und verschiedener Vogelarten bezieht, konstatierte er, daß die Kanälchen in der Tat eigne durch Erythrosin stark und etwas glänzend rot gefärbte Wände besitzen, die mit extracellulären Bildungen zusammenhängen. »Von peri- oder extracellulären Röhren«, sagt er, »dringen in die Spinalganglienzellen . . . mehr oder weniger zahlreiche Kanälchen hinein, die sich innerhalb der Zellen oft in charakteristischer Weise fingerförmig teilen und sich dabei mitunter mit ihren Verzweigungen vielfach herumdrehen, nicht selten in spiralartigen Touren. Hierdurch entstehen glomerulus-ähnliche Röhren-

¹ E. HOLMGREN, Zur Kenntnis der Spinalganglienzellen von *Lophius piscatorius*. Anat. Hefte. Bd. XII, Heft 1. 1899.

² E. HOLMGREN, Zur Kenntnis der Spinalganglienzellen des Kaninchens und des Frosches. Anat. Anz. Bd. XVI. 1899.

³ E. HOLMGREN, Weitere Mitteilungen über den Bau der Nervenzellen. Ibid. Bd. XVI. 1899.

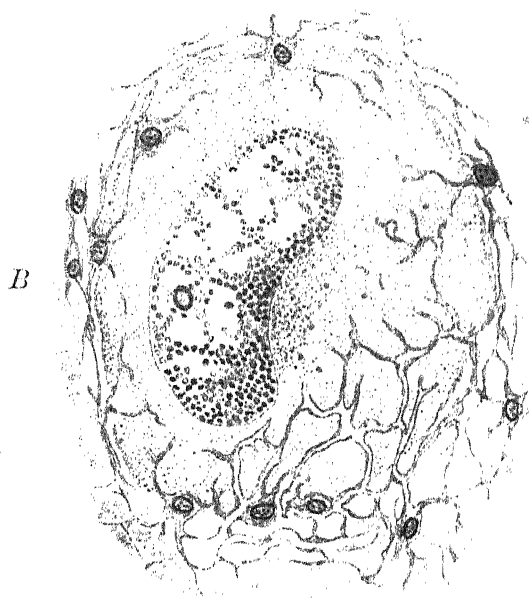
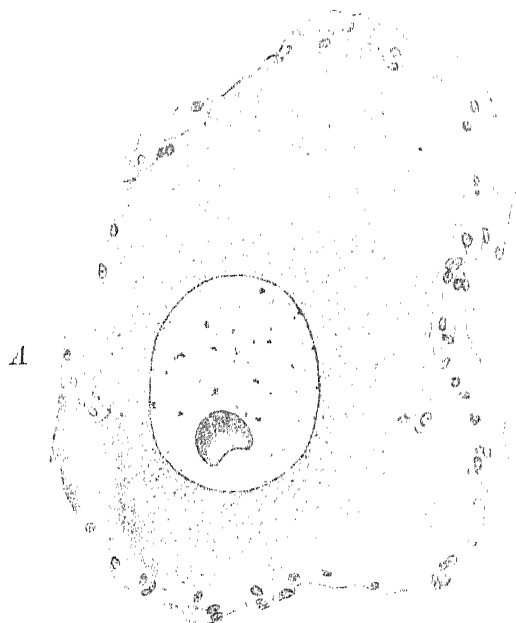
ansammlungen, die in einer Zelle mehr oder weniger zahlreich vorhanden sein können.« . . . »Oft können bei den Vögeln die Kanälchen so stark dilatiert werden, daß das Protoplasma nur als insel- oder fadenförmiger Haufen zwischen den Röhren zurückbleibt.« Er erklärt hier die Saftkanälchen, die er auch in den sympathischen und zentralen Nervenzellen der Vögel wiederfand, für lymphatische Wege.

In einem vierten Aufsatz¹, in welchem HOLMGREN auch die Wirbellosen, besonders die Crustaceen berücksichtigt, vertritt er die Auffassung, daß es sich bei den Saftkanälchen um Fortsätze der die Ganglienzelle umhüllenden Kapsel handelt (vgl. Textfig. 1A), er betont besonders als Ergebnis, daß es nicht Blutgefäße tragende (wie er früher mit FRITSCH angenommen hatte), sondern in der Regel lymphatische Bahnen führende Kapselfortsätze sind, die in die Nervenzellen hineindringen und sich dort verzweigen und er stellt die generelle Hypothese auf, »daß sämtliche Kanälchen der Ganglienzellen, diese mögen von Mammalien, Vögeln, Amphibien, Fischen oder Crustaceen stammen, derselben Natur sind« und daß sie nicht im Ganglienzellkörper entstanden sind, sondern von außen her in die Zelle hineindringen.

In einer fünften großen Abhandlung² verzeichnet HOLMGREN einerseits die Beobachtung, daß bei sehr jungen Tieren das Kanälchennetz bedeutend einfacher als bei älteren Tieren gebaut ist, andererseits modifiziert er seine Auffassung dahin, daß die Saftkanälchen innerhalb der in die Nervenzellen hineindringenden Kapselfortsätze entstehen, indem er gleichzeitig hervorhebt, daß die Kapselfortsätze oft Kerne führen. Er faßt seine Ergebnisse hier folgendermaßen zusammen: »Von verschiedenen Punkten der die (spinale) Nervenzelle umgebenden Kapsel treten Fortsätze in die Zelle hinein, um hier nach Teilung und gegenseitiger Verbindung ein äußerst dichtes Netz zu bilden. In den Maschen dieses Netzwerkes sind die Neurofibrillen eingelagert.« . . . Sehr oft, aber nicht immer, läßt das Netz der extracellulären Kapselfortsätze eine periphere Zone des Zellkörpers frei, ebenso in der Regel eine mehr oder weniger schmale Zone dicht um den Kern herum. In den Maschen des genannten Netzes tritt nun die Tigroidsubstanz auf, und es scheinen ausnahmslos die Zonen der Zellen, welche der Kapselfortsätze entbehren, auch ohne Tigroidsubstanz

¹ E. HOLMGREN, Noch weitere Mitteilungen über den Bau der Nervenzellen verschiedener Tiere. Anat. Anz. Bd. XVII. 1900.

² E. HOLMGREN, Studien in der feineren Anatomie der Nervenzellen. Anat. Hefte. Bd. XV. 1900.



Textfig. 1 A und B.

Fig. 1 A. *Lophius piscatorius*. Riesige Ganglienzelle der Medulla oblongata. Aus HOLMGREN, Noch weitere Mitteilungen über den Bau der Nervenzellen verschiedener Thiere. Anat. Anz. Bd. XVII. 1900.
 Fig. 1 B. Ganglienzelle von *Helix*. Aus HOLMGREN, Weitere Mitteilungen über die »Saftkanälchen« der Nervenzellen. Anat. Anz. Bd. XVIII. 1900.

zu sein. So ist dies der Fall mit der sogenannten ‚ektoplasmatischen Zone‘, die gewiß nicht immer vorhanden ist, so auch mit dem größeren Teile der Zone des Zellkörpers dicht am Kerne« . . . »Das dichte Netz der Kapselfortsätze hüllt hier und da dilatierte Spalträume ein, die mit extracellulären lymphatischen Spalträumen direkt kommunizieren. In protrahierten Aktivitätszuständen wird fast das ganze Fortsatznetz zu einem Kanälchennetz umgestaltet.«

In einem sechsten Aufsatze¹ legt er Untersuchungen über die Schlundganglienzellen von *Helix* nieder und betont, daß er in diesen ein sehr günstiges und beweisendes Objekt für seine Auffassung von der Entstehungsweise der Kanälchen gefunden habe. Er läßt sich über seine Befunde in folgender Weise aus: »Die Nervenzellen von *Helix* werden . . . mit einem reichlicheren oder ärmeren Kanälchennetz versehen, das sich innerhalb des Fortsatznetzwerkes ausbildet, welches andern Zellen genetisch und morphologisch zugehört.« — »Die oft sehr großen Nervenzellen sind in einem locker gebauten Gewebe eingebettet, das von reichlich verzweigten, vergleichsweise kleinkernigen Zellen erzeugt wird. An den verschiedensten Stellen der Nervenzellenperipherie dringen in den Zellkörper auf das deutlichste Verzweigungen der genannten interstitiellen Zellen mehr oder weniger tief hinein. Hier verzweigen sie sich noch weiter in immer feineren Ramifikationen, die sich miteinander in mannigfaltiger Weise direkt verbinden.« — »Nicht selten sind es nicht nur ähnliche Fortsätze, die in die Nervenzellen eindringen. Auch größere oder kleinere kernführende Stränge des interstitiellen Gewebes können tief in die Zelle hineinragen. Die Kanälchen entstehen deshalb innerhalb dieser beiden Modifikationen der intracellulären Fortsätze eines und desselben interstitiellen Gewebes; und die ‚Kapselfortsätze‘ der fraglichen Nervenzellen entsprechen entweder direkten Ausläufern verzweigter interstitieller Zellen oder ganzen, selbst kernführenden Strängen des interstitiellen Gewebes« (vgl. Textfig. 1 B).

Auch in den Neuriten konnte HOLMGREN solche Kapselfortsätze und Saftkanälchen beobachten.

Bei noch weiterer Fortsetzung² seiner Studien überzeugte sich HOLMGREN, daß bei den Wirbeltieren die Verhältnisse ganz ähnlich liegen, wie bei *Helix*, d. h. daß es auch hier multipolar gebaute

¹ E. HOLMGREN, Weitere Mitteilungen über die »Saftkanälchen« der Nervenzellen. Anat. Anz. Bd. XVIII. 1900.

² E. HOLMGREN, Beiträge zur Morphologie der Zelle. I. Nervenzellen. Anat. Hefte. Bd. XVIII. 1901.

Zellen sind, die ihre Fortsätze ins Innere der Nerven wenden. Er sagt hierüber: »Ich kann nichts anderes sehen, als daß meine oben referierten Befunde an den höheren und höchsten Vertebraten in prinzipieller Hinsicht ganz dasselbe zeigen, als diejenigen an den *Helix*-Ganglien. Soweit ich nämlich es aus meinen vorgelegten Befunden beurteilen kann, werden die spinalen Nervenzellen der Vertebraten von Ausläufern zunächst befindlicher, multipolar gestalteter Zellen auf das reichlichste durchbohrt. Diese extracellulär verlaufenden Fortsätze verzweigen sich vielfach und gehen miteinander mehr oder weniger zahlreiche Verbindungen ein, wodurch der Nervenzellkörper ein »Spongionplasma« bekommt, das jedoch genetisch ihm nicht zugehört. Innerhalb des Netzes dieser Fortsätze, innerhalb dieses »Spongionplasma« können Saftkanälchen zustande kommen, die direkt mit ähnlichen Kanälchen oder Hohlräumen innerhalb der Matrixzellen dieses Netzes eventuell kommunizieren.

Da HOLMGREN ferner beobachtet hatte, daß die Tigroidsubstanz der Nervenzellen in einem bestimmten Zusammenhang mit den Saftkanälchen stand, so bezeichnet er das Netz als Trophospongium der Nervenzellen, um dadurch hervorzuheben, daß in diesem Netze mit seinen Kanälchen wesentlich Wege der Stoffwechselprozesse der Nervenzellen zu suchen sind.

Von der bisher geschilderten Auffassung, nach der »die Saftkanälchen eine wahre zirkulatorische Einrichtung, ein Drainagesystem der Nervenzellen darstellen sollen«, wandte sich HOLMGREN später aber ganz ab, in seinen letzten Arbeiten deutet er seine Befunde in wesentlich anderer Weise. So sagt er¹: »Wie sollen wir nun denken, daß die ‚Saftkanälchen‘ aus den Netzteilen der ‚Trophospongien‘ hervorgehen? Wir müssen wohl zunächst eine lokale Veränderung des Aggregatzustandes annehmen, eine Umwandlung der Netzteile selbst von einem vergleichsweise mehr festen zu einem flüssigen Zustande, ähnlich wie die Sekretgranula aus Körnchen in Tröpfchen übergehen.« — »In der Tat findet man nämlich bei einem genaueren Studium der fraglichen strukturellen Verhältnisse, daß, ehe die Netzteile der ‚Trophospongien‘ verflüssigt werden, sie zuerst anschwellen, dicker werden und in der Mitte oder — wie nicht selten — mehr in der Kante derselben weniger tingierbar, bis sie endlich an den so veränderten Stellen nicht mehr färbbar sind, sondern ein spalten-

¹ E. HOLMGREN, Weiteres über das Trophospongium der Nervenzellen und der Drüsenzellen des Salamander-Pankreas. Arch. f. mikr. Anat. Bd. LX. 1902.

oder kanälchenartiges Aussehen angenommen haben.« — »Von dieser Auffassung ausgehend, wird es uns vielleicht nicht schwierig, zu verstehen, warum man bei stärkerer Kanälchenbildung oft — obwohl gewiß nicht immer — keine eigentlichen Wände an den ‚Saftkanälchen‘ finden kann; denn es liegt wohl in solchen Fällen nicht allzu fern anzunehmen, daß die ganzen Netzteile verflüssigt worden sind. Daß dieselben verflüssigten Netzteile bei einer nachstehenden Phase der physikalisch-chemischen Prozesse als kompakte Netzteile wiederkehren sollten, scheint mir undenkbar; man muß vielmehr, wie ich meine, annehmen, daß sie in diesen Prozessen ganz aufgehen. . . .«

Ich vermeine, daß wir eben in diesen, die verschiedenen Teile der ‚Trophospongien‘ eventuell vernichtenden, flüssigmachenden Umsetzungen eine genügende Erklärung finden können, warum man eine fast unendlich große Variation in der Verbreitung der ‚Trophospongien‘ innerhalb der Nervenzellen findet. Mitunter tritt nämlich das ‚Trophospongium‘ nur an einer beschränkten Stelle der Peripherie der Nervenzelle auf, ein andres Mal innerhalb des ganzen Zellkörpers, aber mit sehr wenigen Netzteilen, ein andres Mal endlich mit sehr reichlichen Verzweigungen im Endoplasma usw. — Die ‚Trophospongien‘ stellen ja in der Tat Verzweigungen der intracapsulären Zellen dar, und wir können wohl oft pseudopodienartigen Zell sprossungen eine mehr oder weniger ausgesprochene Mobilität zuerkennen. Ich meine deshalb, daß die ‚Trophospongien‘ keine in ihrer allgemeinen Konfiguration und Ausbreitung innerhalb idealer Nervenzellen fixen Bildungen seien, sondern in dieser Hinsicht vielmehr einem stetigen Wechsel unterworfen sind, der von den intracellulären physikalisch-chemischen Prozeduren abhängt. Sie können — wie ich denke — unter Verflüssigung ihrer Netzteile diese letzteren für das Leben der Nervenzellen, denen sie angehören, opfern, um im nächsten Augenblick die verflüssigten Teile durch neue Sprossungen zu ersetzen.« — Leben ist ja Bewegung!

Nach HOLMGREN stellen also die Saftkanälchen »den morphologischen Ausdruck gewisser Phasen der stofflichen Einwirkungen der Nervenzelle und der zugehörigen intracapsulären Zellen aufeinander« dar, und den Trophospongien wird von ihm »eine pseudopodienartige Mobilität zuerkannt, deren Intensität von den momentanen binnenzelligen chemischen Prozessen abhängt«. Er sagt unter anderm: »Man könnte auf die Saftkanälchen zeigen und sagen: Hier finden die oder die vitalen, fermentativen Prozesse statt, aus denen als Produkte körnige oder flüssige Zelleinschlüsse entstehen.« HOLMGREN

betont schließlich, daß bei einer solchen Auffassung der Name »Saftkanälchen« nicht mehr zutrefte.

Den Trophosphongien der Nervenzellen ganz ähnlich aussehende Netze konstatierte HOLMGREN¹ noch bei den verschiedensten Zellen, so den Pankreas- und Parotiszellen, den Epithelzellen des Darmes und Magens sowie des Nebenhodens, des Uterus, der Thyreoidea, ferner bei den Leberzellen, den Nebennieren, den Deciduazellen usw. Für viele dieser Zellen konnte HOLMGREN ebenfalls nachweisen, daß ihre intracellulären Netze die Ausläufer benachbarter multipolar gestalteter Zellen darstellen².

¹ E. HOLMGREN, Einige Worte über das »Trophosphongium« verschiedener Zellarten. Anat. Anz. 1902. — Über die »Trophosphongien« der Darmepithelzellen usw. Ibid. 1902. — Über die »Saftkanälchen« der Leberzellen und der Epithelzellen der Nebenniere. Ibid. 1902. — Über die »Trophosphongien« der Nebenhodenzellen und der Lebergangszellen von *Helix pomatia*. Ibid. 1902.

² Auch von anderer Seite sind die HOLMGRENSchen Kanälchen in den Nervenzellen beobachtet worden. Besonders STUDNÍČKA (Über das Vorkommen von Kanälchen und Alveolen im Körper der Ganglienzellen und in dem Aehseneylinder einiger Nervenfasern der Wirbeltiere. Anat. Anz. 1899. — Beiträge zur Kenntnis der Ganglienzellen. Sitzungsber. der k. böhm. Ges. der Wiss. Prag 1900) hat sie gleichfalls genauer studiert, anfangs aber im Gegensatz zu HOLMGREN geglaubt, daß es sich hier stets um eine Verschmelzung von Vacuolen, d. h. also um eine Bildung der Nervenzellen selbst und nicht um eine Einwucherung außerhalb der Nervenzellen liegender Zellen handelt. Später hat er aber zugegeben, daß die intracellulären Kanälchen feste, besonders färbare Wandung besitzen.

NELIS (Bull. de l'Acad. R. de Belgique 1899) hat homogene, nicht tingierbare, oft kanalartig gewundene Bänder bei den Nervenzellen gefunden, die HOLMGREN auch auf seine Saftkanälchen bezieht.

Ebenso sah PUGNAT (Bibliographie anatom. 1901) die Saftkanälchen und sagt über dieselben: »Nous estimons donc que les canalicules de HOLMGREN prennent naissance à la suite de la pénétration, dans le protoplasme, des dernières ramifications de fins capillaires lymphatiques qui s'arboriseraient au sein du corps cellulaire.«

Auch BOCHENEK (Contribution à l'étude du système nerveux des Gastropodes 1901. — L'anat. fine de la cellule nerveuse de *Helix pom.* Compt. rend. de l'assoc. des anatom. Lyon 1901) hat einschlägige Beobachtungen über die Nervenzellen von *Helix* veröffentlicht. Er schreibt: »Les plus grandes cellules du système nerveux de *Helix* sont pourvues d'un système de canaux, pénétrant de la surface dans le corps cellulaire« (p. 102). »Dans ces canaux se trouvent des prolongements et même des cellules de neuroglie.«

KÖLLIKER faßt die Kanäle HOLMGRENS ebenfalls als Saftkanälchen auf.

HOLMGREN seinerseits identifiziert sein Saftkanälchensystem auch mit dem Apparato reticolare intorno GOLGI's, der ebenfalls besonders für die Nervenzellen, daneben aber auch für andre Zellen (Epithelzellen, Knorpelzellen und Muskelzellen) beschrieben worden ist.

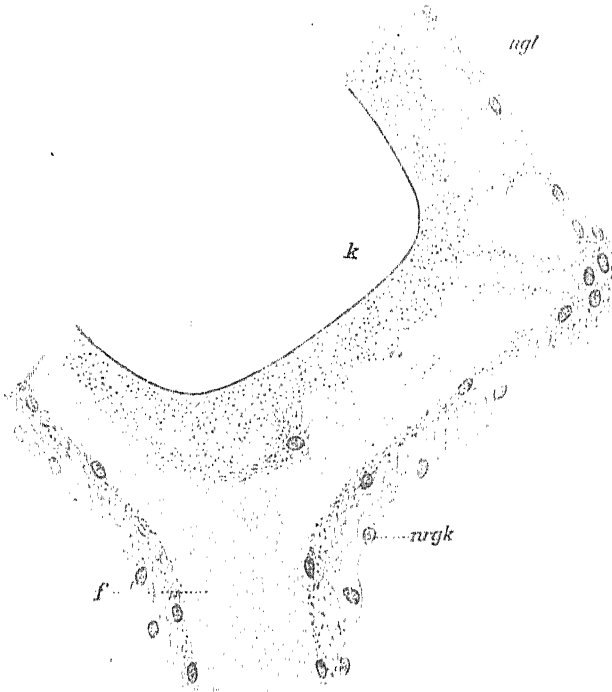
Vgl. die ausführliche Inhaltsangabe, die HOLMGREN von seinen einschlägigen Arbeiten selbst in MERKEI-BONNET, Ergebnisse usw. 1901 gibt.

B. Eigne Beobachtungen.

Ich habe schon vor vielen Jahren, lange vor HOLMGREN, die fraglichen Saftkanälchen, die ich als intracelluläre Neuroglia bezeichnet habe, für die Nervenzellen der verschiedensten Tierklassen beschrieben, u. a. auch für *Helix*, ein Objekt, das HOLMGREN, wie wir gesehen haben, als besonders instruktiv für die Saftkanälchen bezeichnet. Einen noch tieferen Einblick in die Natur der Saftkanälchen bzw. des Trophospogiums HOLMGRENS gewinnt man durch das Studium der Meeresgastropoden. Die Beschreibung, die ich vor Jahren von der intracellularen Neuroglia der Gastropoden gab, stimmt ziemlich genau mit den Angaben HOLMGRENS über seine Saftkanälchen überein. Ich gebe meine Schilderung der einschlägigen Verhältnisse sowie überhaupt des engen Zusammenhanges von Ganglienzelle und Neuroglia etwas ausführlicher im Wortlaut wieder, da diese meine Befunde für unser Thema von großer Bedeutung sind und ich auf dieselben später noch öfter Bezug nehmen werde. Ich schrieb im Jahre 1893¹: »Besonders instruktiv in der zu behandelnden Frage sind die **Gastropoden**, deren Ganglienzellen zum Teil ganz ungeheure Dimensionen erreichen. Hier besteht die Neuroglia, ähnlich wie bei Chätopoden und Hirudineen, aus Fibrillen, welche sich sehr verschieden untereinander verflechten, und aus eingestreuten Kernen, in deren Umgebung sehr oft noch der Leib der ursprünglichen Neurogliazelle durch besonders enges Gefüge der Fibrillen angedeutet wird. Die Ganglienzellen enthalten ein aus sehr dicht geflochtenen Fibrillen zusammengesetztes Spongioplasma und ein von diesem umschlossenes, auf Schnitten nur schwer zwischen den Fibrillen zur Beobachtung kommendes Hyaloplasma. Das Spongioplasma erscheint bei sehr vielen Ganglienzellen in doppelter Form, teils als grobfibrilläres, teils als feinfibrilläres. Letzteres bildet dann stets den Fortsatz, breitet sich häufig aber auch, besonders bei den großen Zellen, vom Grunde des Fortsatzes ausgehend über die ganze Peripherie der Ganglienzelle aus. In diesem Falle kommen in letzterer zwei verschieden aussehende Zonen zur Unterscheidung, eine innere dunkle grobfibrilläre und eine äußere helle feinfibrilläre (vgl. Textfig. 2). Oft erscheinen beide Zonen scharf voneinander abgesetzt, in andern Fällen sieht man sie an den Grenzen ganz allmählich ineinander übergehen. Der Zusammenhang der Neuroglia mit der Ganglienzelle ist ein äußerst mannigfacher. Er wechselt nicht nur nach den Gattungen, sondern auch bei den einzelnen Zellen einer Art. Die

¹ Ganglienzelle und Neuroglia. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XLII.

verschiedenen Modifikationen wird uns eine Schilderung der Ganglienzellen von *Aplysia*, *Helix*, *Pleurobranchus*, *Tethys* und *Doris* vor Augen führen. Bei *Aplysia* gehören die größten Zellen zum weitaus überwiegenden Teil dem eben beschriebenen Typus an, bei welchem das Spongionplasma in einen zentralen grobfibrillären und in einen peripheren feinfibrillären Abschnitt zerfällt. In der Umgebung dieser Zellen tritt eine sehr enge Verflechtung der Neurogliafibrillen, welche



Textfig. 2.

Aplysia. Ganglienzelle. *nrgk*, Neurogliakern; *ngl*, Neuroglia; *k*, Kern der Ganglienzelle; *f*, Fortsatz der Ganglienzelle. Aus Roux, Ganglienzelle und Neuroglia. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XLII.

in der Stärke genau den groben Fibrillen des zentralen Spongionplasma gleichkommen, und meist eine starke Vermehrung der Kerne ein. Von der die Ganglienzelle dicht umhüllenden Neuroglia strahlen nun allenthalben dünnere oder stärkere Partien radiär ins Innere der Zelle ein (vgl. Textfig. 2). Sie heben sich in der hellen feinfibrillären Randzone scharf ab, geben in ihrem Verlaufe links und rechts Seitenzweige ab und gehen schließlich ganz allmählich in das zentrale gleich grobfibrilläre Spongionplasma über. Diese bäumchenförmig sich verästelnden Neurogliaeinwucherungen zeigen anfangs ein etwas helleres Aussehen als das zentrale Zellprotoplasma, auch dann, wenn

sie, was sehr häufig der Fall ist, mit den groben Fibrillen des letzteren im Gefüge vollständig übereinstimmen. Dieser Gegensatz wird durch das Hyaloplasma bedingt, welches, obgleich es sich verhältnismäßig nur schwach färbt, doch der zentralen Ganglienzellpartie gegenüber der Neuroglia einen dunkleren Ton verleiht. Neben den Neurogliabäumchen und in gleicher Weise wie diese treten häufig vereinzelte Neurogliafibrillen in die Ganglienzelle ein und in das zentrale Spongionplasma über. Stets gilt hier wie bei allen übrigen Gattungen die Regel, daß die Neuroglia sich nur mit dem grobfibrillären Spongionplasma verbindet. Mit den Bäumchen dringen auch die Neurogliakerne ins Innere der Ganglienzelle oft tief hinein (vgl. Textfig. 2). Ganz ähnlich wie bei *Aplysia* vollzieht sich der Konnex von Neuroglia und Ganglienzelle bei *Helix* (vgl. Textfig. 4 auf Seite 30). Die der Ganglienzelle direkt anliegende Neuroglia zeigt hier nicht ein engmaschiges Gefüge, sondern Züge mehr oder weniger parallel verlaufender Fibrillen. Solche Fibrillenpartien treten tief in die Ganglienzelle hinein und bekommen oft durch die Entsendung von Seitenästen wieder ein baumförmiges Aussehen. Diese Bäumchen finden sich aber nicht nur in den feinfibrillären Randpartien der Zelle, sondern auch an Stellen, welche nur aus grobfibrillärem Spongionplasma bestehen (vgl. Textfig. 4 auf S. 30 und Fig. 1 auf Taf. I). Häufiger als in Gestalt von Bäumchen dringt das Neurogliagewebe, namentlich an dem meist sehr breiten, feinfibrillären Fortsatzgrunde der Ganglienzelle, als Einzelfibrillen ein, welche sich nach innen zu immer enger verflechten, bis sie im Gefüge dem zentralen grobfibrillären Spongionplasma vollständig gleichen und von diesem dann nicht mehr zu trennen sind. Wie bei *Aplysia* zeigen sich auch bei *Helix* in den Ganglienzellen, oft tief im Innern, Neurogliakerne. Bisweilen unterscheiden sich die den Neurogliakern umhüllenden grobfibrillären Partien des Ganglienzellleibes in nichts von dem übrigen Zellprotoplasma, manchmal zeichnen sie sich vor letzterem nur durch etwas lockeres Gefüge des Spongionplasma und wenig helleren Ton aus, in vielen Fällen steht die kernhaltige »intracelluläre« Neurogliapartie in der oben geschilderten Weise durch radiär die helle Randzone durchsetzende Fibrillen mit der die Ganglienzelle umschließenden »intercellulären« Neuroglia in deutlicher Kommunikation, in andern Fällen ist sie aber mit letzterer außer jeden Zusammenhangs, wovon ich mich sehr häufig an Schnittserien durch die Ganglienzellen überzeugt habe¹.

¹ Viele Ganglienzellen der Gastropoden sind so groß, daß ich 50—60 müßig dünne Schnitte durch eine Ganglienzelle legen konnte.

Wie dieses Verhältnis zu deuten ist, darauf will ich erst am Schlusse näher eingehen. Die größte Mannigfaltigkeit bezüglich der Verbindung von Neuroglia und Ganglienzelle zeigt *Pleurobranchus*. Sehr stark ist unter den Ganglienzellen der Typus vertreten, wie ich ihn eben für *Helix* beschrieben habe. Während aber bei *Helix* die Neurogliakerne enthaltenden Ganglienzellen verhältnismäßig nur spärlich sind und die Zahl der in einer Ganglienzelle auftretenden Neurogliakerne nur eine geringe, von mir nie über zehn hinaus beobachtete ist, kommt bei *Pleurobranchus* kaum eine Ganglienzelle ohne innere Neurogliakerne vor und sind die letzteren meist sehr zahlreich (vgl. Textfig. 21 auf S. 44). Auch bei dieser Gattung dokumentiert sich die Umgebung der intracellulären Neurogliakerne oft nach keiner Richtung hin mehr als ursprüngliche Neuroglia, häufig wird die Neuroglia dieser Zellpartie wieder nur noch durch weitmaschigeren Bau des Spongionplasma und durch helleres Aussehen angedeutet, viel zahlreicher als bei *Helix* sind die Fälle, in denen die kernhaltige, intracelluläre Neuroglia vollständig von der intercellulären abgeschlossen ist, meist stehen sie aber beide auch hier auf die für *Helix* angegebene Art in gegenseitigem Konnex. Die intracellulären Neuroglia-Kerne und -Fibrillen sind auch bei *Pleurobranchus* namentlich häufig am feinfibrillären Fortsatzgrunde. Neben diesem im wesentlichen die beschriebene *Helix*-Zelle wiederholenden Typus kommt noch ein zweiter vor. Ihn zeigen besonders die größeren Ganglienzellen. Bei denselben (vgl. unten S. 35 die Textfig. 7) tritt eine sehr starke Wucherung der die Ganglienzelle einhüllenden Neuroglia ein, die Kerne derselben vermehren sich, während gleichzeitig ihre Fibrillen ein dem Spongionplasma der Ganglienzelle fast gleich enges Gefüge annehmen. Diese kernhaltigen enggeflechteten Neuroglia-Partien, welche sich von dem grobfibrillären Spongionplasma der Ganglienzellen meist nur durch helleren Ton unterscheiden, dringen nun überall in das Innere der Ganglienzelle buchtörmig vor. Am Rande der hellen Buchten findet wieder ein so allmählicher Übergang der Neuroglia in das grobfibrilläre Spongionplasma der Ganglienzelle statt, daß man dieselben nur als etwas aufgelockerte und des Hyaloplasma verlustig gegangene Teile der Ganglienzelle ansehen könnte, wenn nicht die allenthalben auftretenden kleinen Kerne ihre Neuroglia-natur erkennen ließen. Die Buchten trifft man besonders am Grunde des Fortsatzes, oft sogar ausschließlich hier, während der übrige Teil der Ganglienzelle durchaus glattrandig ist. Der Fortsatzgrund erscheint dann vollständig zerklüftet und der Fortsatz selbst entspringt mit vielen Wurzeln

aus der Zelle. Die Ganglienzellen erinnern ungemein an die von FRITSCH eingehend beschriebene elektrische *Malapterurus*-Zelle und geben eine Erklärung für die bisher einzig dastehende Ursprungsweise des Fortsatzes derselben, worauf ich später ausführlicher zurückkommen werde. « . . . » Bei *Doris* treffen wir abermals zweierlei Modifikationen des Zusammenhangs von Neuroglia und Ganglienzelle, welche durch das Fehlen oder Vorhandensein eines feinfibrillären Randsaumes bedingt werden; die kleineren Ganglienzellen entbehren desselben, die großen haben ihn sehr ausgebildet. Auch bei jenen (vgl. Textfig. 6 auf S. 34) kommen zwar zwei Zonen zur Unterscheidung, eine helle äußere und eine dunkle innere, beide zeigen aber die Fibrillen in gleicher Stärke, das helle Aussehen der Randpartien wird lediglich hervorgerufen durch lockeres Gefüge und durch den Mangel des Hyaloplasma. Beide Zonen gehen an den Grenzen ganz allmählich ineinander über, so daß man wieder auf den ersten Blick den hellen peripheren Zellabschnitt für nur aufgelockertes Spongionplasma halten könnte. Dem widerspricht aber vor allem das Vorkommen von Neurogliakernen in der hellen Zone und zweitens das Aussehen der letzteren, insofern sie vollständig mit der intercellulären Neuroglia, namentlich mit den um die Kerne gelegenen Teilen derselben, übereinstimmt. Wir haben es also in der Randpartie nur mit einer Neurogliabildung zu tun. Außen verflechten sich die Fibrillen der hellen Randzone häufig wieder zu einer Art Scheide, welche aber nur selten die Ganglienzelle in ihrer ganzen Peripherie umhüllt, sondern meist kleinere oder größere Lücken aufweist, durch welche die Fibrillen der Randzone mit denjenigen der intercellulären Neuroglia in Zusammenhang treten. In letztere gehen auch von der Außenseite der erwähnten Scheide allenthalben Fibrillen ab. Der Komplex der intracellulären und der intercellulären Neuroglia ist also ein doppelter, teils ein indirekter durch Vermittelung der Scheide, teils ein direkter durch die überall in der letzteren vorhandenen Lücken. Genau dasselbe Verhältnis von Ganglienzelle und Neuroglia werden wir bei einem Wirbeltiere, bei *Lophius piscatorius*, wiederfinden. Ganz anders sind die großen Ganglienzellen mit wandständigem feinfibrillären Spongionplasma bei *Doris* gebaut. Während bei den kleinen Zellen die intercelluläre Neuroglia verhältnismäßig nur wenig Kerne enthält und ein ziemlich weites Gefüge hat, das sich auch in der Nähe der Ganglienzellen, abgesehen von den streckenweise auftretenden Scheidenbildungen, nicht ändert, sammeln sich in der Umgebung der großen Zellen (vgl. Textfig. 5 auf S. 32), wie wir es schon öfter gesehen

haben, massenhaft die Neurogliakerne an, während gleichzeitig die Neurogliafibrillen ein sehr enges Gefüge, namentlich um die Kerne herum, annehmen. Von dieser die Ganglienzelle dicht umschließenden kernreichen Neuroglia treten an vielen Stellen mächtige von Kernen begleitete Züge in die Zelle ein und durch die feinfibrilläre Randzone hindurch in das zentrale grobfibrilläre Spongionplasma über; an andern Punkten sind es kleine Neurogliapartien, welche in die Zelle ziehen und sich oft schon, bevor sie die innere Grenze der feinfibrillären Zone erreicht haben, in die einzelnen Fibrillen auflösen, welche dann gesondert dem zentralen grobfibrillären Spongionplasma zustreben; oft dringt die Neuroglia gleich am Rande der Zelle in der Gestalt solcher Einzelfibrillen in der für *Helix* geschilderten Weise ein. Der Zusammentritt der Neuroglia mit dem zentralen grobfibrillären Spongionplasma vollzieht sich meist in der ganzen Peripherie der Zelle; auf Schnitten sieht man die feinfibrilläre Randzone allenthalben von größeren oder kleineren, teils kernhaltigen, teils kernlosen Neurogliapaketten oder Einzelfibrillen durchsetzt. Im Gegensatz zu dem zweiten Typus von *Pleurobranchus* sehen aber diese großen Zellen von *Doris* durch die eintretenden Neurogliapartien an den Rändern meist nicht ausgebuchtet aus, sondern die Konturen der Ganglienzelle sind vollständig glatt und die eingedrungenen Neurogliastücke erscheinen, ähnlich wie bei *Aplysia* und *Helix* die Bäumchen, durchaus als integrierende Bestandteile der Zelle.«

Einen gleich engen Zusammenhang zwischen dem Spongionplasma der Ganglienzellen und der einhüllenden Neuroglia hatte ich schon vorher für die Chätopoden und Hirudineen beobachtet, nur mit dem Unterschiede, daß die Neuroglia hier nicht in großen Paketen und baumförmig in die Ganglienzellen eindringt und Neurogliakerne innerhalb der Ganglienzellen fast ganz fehlen. Ich ließ mich damals für die Chätopoden¹ folgendermaßen darüber aus: »Am Rande der Zellen werden die dicht gefügten Körnchen und Fibrillen des Mitoms vielfach durchsetzt von stärkeren, dunkler gefärbten Fibrillen, welche nicht gekörnt erscheinen, sondern feste Form zeigen. Sie gehen einerseits allmählich nach innen in die gekörnten Fibrillen über, anderseits dringen sie nach außen in die Subcuticularfaserhülle ein, in welcher sie meist aber nur auf kurze Strecken zu verfolgen sind, da sie durch ihre dunkle Färbung und ihre Stärke die größte Ähnlichkeit mit den die Hülle bildenden Fasern haben. Durch diese

¹ Histologische Untersuchungen über das Nervensystem der Chätopoden. Zoologische Beiträge. II. 1. 1887.

allenthalben austretenden Fasern erscheint der Zusammenhang zwischen Zelle und Hülle als ein so inniger, daß es oft schwer fällt, am Rande zu unterscheiden, wo die Zelle aufhört und die Hülle beginnt.« — »In manchen Fällen haben die Fibrillen des Mitoms, gleich den peripher austretenden, überall im Zelleibe sehr feste Formen und keine Spur von körnigem Aussehen . . .« und für die Hirudineen¹: »Aber nicht nur die Umhüllung gibt das Stützgewebe (Neuroglia) für die Ganglienzellen ab, sondern seine Fäserchen dringen auch in das Innere derselben ein, indem sie schief oder quer den Rand durchsetzen und unterschiedslos in ihre Fibrillen übergehen.« — »Man kann mit demselben Rechte die die Randzone der Ganglienzellen durchziehenden Fasern als aus dem Stützgewebe eindringende Fäserchen wie als austretende Fibrillen der Ganglienzellen bezeichnen. Es findet hier eine solche Vermischung von Ganglienzellen und Stützgewebe statt, daß es unmöglich wird zu entscheiden, wo die Stützelemente aufhören und die Ganglienzellfibrillen anfangen.« — »Dieser Übergang des Stützgewebes in die Fibrillen der Ganglienzellen ist nur dann zu verstehen, wenn man annimmt, daß, wie in den Nerven, Kommissuren und Ganglien die Centrafäserchen, so auch in den Ganglienzellen das Spongionplasma nicht das eigentliche Nervöse ist, sondern nur ein Stützgerüst darstellt.«

Auch bei den Crustaceen, die, wie wir wissen, auch HOLMGREN untersuchte und gleichfalls für sehr dankbare Objekte bezüglich der Saffkanälchen (Trophospongium) erklärte, fand ich diesen engen Konnex von Ganglienzellspongionplasma und Neuroglia und vor allem sehr viel intracelluläre Neurogliakerne. Ich untersuchte eine sehr große Zahl von Crustaceengattungen und schrieb²: »Bei den Crustaceen, von denen ich besonders die Gattungen *Astacus*, *Homarus*, *Palinurus*, *Scyllarus*, *Penaeus*, *Palaemon*, *Squilla* untersuchte, hat die Neuroglia eine ganz ähnliche Struktur wie bei den Gastropoden. Ihre Fibrillen zeigen auch hier ein wechselndes Gefüge, sehr eng wird dasselbe meist wieder in der Umgebung der Ganglienzellen besonders in der Nähe der Kerne. Die Ganglienzellen der Crustaceen besitzen im Gegensatz zu denen der Mollusken in der Regel lediglich grobfibrilläres Spongionplasma; zwar geht auch hier dieses

¹ Histologische Untersuchungen über das Centralnervensystem der Hirudineen. Zool. Beitrage. III. 1 und Sitzungsberichte der Kgl. Preuß. Akad. d. Wiss. zu Berlin 1891.

² E. ROHDE, Ganglienzelle und Neuroglia. Arch. f. mikr. Anat. 1893. Bd. XLII. S. 432.

im Fortsatz stets in feinfibrilläres über, in der Regel aber erst in weiter Entfernung vom Ganglienzellkörper. Dennoch ist der Fortsatz, welcher oft mit breiter Basis tief im Innern der Ganglienzellen entspringt, meist schon von Anfang an durch helleres Aussehen gegenüber dem Zellkörper gekennzeichnet. Die Fibrillen der der Ganglienzelle dicht anliegenden Neuroglia, welche in der Stärke wieder genau denen des Ganglienzellspongioplasma gleichkommen, gehen in letzteres in der ganzen Peripherie der Zelle in ebenderselben Weise wie bei Chätopoden und Hirudineen ganz allmählich über, so daß es häufig kaum möglich wird, die äußere Grenze der Ganglienzelle anzugeben. Der Ganglienzellleib unterscheidet sich wieder nur durch einen etwas dunkleren, durch das Hyaloplasma hervorgerufenen, auf Schnitten oft aber kaum bemerkbaren Farbenton von dem einschließenden Neuroglia gewebe. Bei *Palimurus* (vgl. Textfig. 9 auf S. 37) dringen bisweilen von Neurogliafibrillen umgebene Kerne in die Ganglienzelle ein, es entstehen dadurch ähnliche Buchten, wie sie bei dem zweiten Typus von *Pleurobranchus* und bei *Tetleys* vorkommen, wenn auch nie in der Ausdehnung wie hier. Namentlich häufig traf ich bei *Penaeus* Neurogliakerne innerhalb der Ganglienzelle, nicht selten tief im Innern, manchmal wieder an Stellen, die keine Veränderung des Zelleibes, weder was das Geßtige des Spongioplasma noch den Farbenton anbetraf, erkennen ließen. Bei den übrigen Gattungen beschränkte sich der Konnex von Neuroglia und Ganglienzelle auf die Peripherie der letzteren, inneren Neurogliakernen begegnete ich hier nicht. Wir vermissen also bei den Crustaceen die Mannigfaltigkeit, welche uns die Ganglienzellen der Gastropoden gezeigt haben. Im normalen Zustande liegt die Neuroglia, wie bemerkt, dem Zellkörper dicht an. Bei der Konservierung heben sich aber beide leicht voneinander ab. In dem freien Raume erhalten sich dann häufig bald dünnere, bald dickere Verbindungsfäden, von denen es in der Regel schwer zu entscheiden ist, ob sie der Neuroglia oder dem Spongioplasma angehören. . . »

Ganz ähnliche Befunde veröffentlichte NANSSEN fast gleichzeitig mit mir¹, indem er schreibt: »Bevor ich das Protoplasma der Ganglienzelle verlasse, will ich doch auf ein, wie ich glaube, sehr interessantes Verhältnis in ihrer Struktur aufmerksam machen. In

¹ NANSSEN, The Structure and Combination of the Histological Elements of the Central Nervous System. Bergen 1887.

Die Nerven Elemente, ihre Struktur und Verbindung im Centralnervensystem. Anat. Anz. 1888.

den Ganglienzellen des Hummers habe ich nämlich ein Netzwerk von spongioplasmatischen Fasern gefunden, und diese Fasern haben sogar das Aussehen, als ob sie von den Neurogliascheiden ausgehen könnten, da sie mit diesen so innig verbunden sind, daß es ganz unmöglich ist zu sagen, wo die einen aufhören und die andern beginnen. Ein solches Netzwerk ist in den großen Ganglienzellen sehr oft stark hervortretend, besonders treten hier oft sehr dicke und ins Auge fallende Fasern in den peripheren Partien des Protoplasmas auf. Wenn diese Fasern und dieses oft sehr komplizierte Netzwerk wirklich ein Gebilde der Neurogliascheiden sein sollten, so haben wir also hier ein fremdes Gewebe oder Substanz, die in das Protoplasma der Ganglienzellen eingedrungen sein würde. Diese Annahme finde ich aber noch so gewagt, daß ich vorläufig dabei stehen bleibe, daß diese Fasern von dem Spongioplasma des Protoplasmas der Ganglienzellen gebildet sein können, und daß sie nur mit den Scheiden verwachsen sind; diese Verwachsung ist aber eine so innige, daß der Übergang oft absolut nicht zu sehen ist.«

Der erste, welcher überhaupt auf die engen Beziehungen zwischen Ganglienzelle und einhüllendem Gewebe aufmerksam gemacht hat, war wieder unser Altmeister der Histologie, LEYDIG, der schon im Jahre 1885 in seinem großen Werke »Zelle und Gewebe« in bezug auf die Spinalganglienzellen der Säugetiere sagte: »Es gibt aber Kontinuitätsverhältnisse zwischen den Nervenzellen und dem epithelialen Belag der neurilemmatischen Scheide im Bereich der peripherischen Ganglienzellen, welche bisher kaum gewürdigt worden sind und doch zu einer andern Auffassung der grauen Substanz hindringen können.« — »Löst sich der Ganglienkörper nur etwas von der Kapselwand ab, so tritt eine Erscheinung auf, die in der ob-schwebenden Frage von großer Bedeutung ist. In den Hohlraum nämlich, der zwischen dem Ganglienkörper und der Wand entsteht, spannen sich Fäden hin, durch welche sich das Protoplasma der Matrixzellen, genauer deren Spongioplasma, mit dem Schwammwerke der Ganglienzelle verbindet. Dieser Zusammenhang ist bei acht-samem Zusehen mit Sicherheit wahrzunehmen. In diesem Verhalten der Matrixzellen zu den Ganglienkörpern erkennen wir eine wichtige Übereinstimmung mit den Zellen des Netzwerks der grauen Substanz in ihrer Beziehung zu den Ganglienkugeln. Hier im Gehirn und Rückenmark sind die Zellen nicht mehr flächig, nach Art eines Epithels, gelagert und voneinander abgesetzt, vielmehr nach allen Richtungen völlig verschmolzen, so daß ihr Spongioplasma ein

ununterbrochen zusammenhängendes Netz erzeugt. Und dort, wo sie in ihr System von größeren Hohlräumen die Ganglienkugeln aufnehmen, steht das Netzwerk abermals in ununterbrochenem Zusammenhange mit dem Balkenwerk des Ganglienkörpers.

Unter den Wirbeltieren habe ich besonders bei *Lophius* Anklänge an die bei den Wirbellosen vorkommenden oben beschriebenen Verhältnisse getroffen. Ich schrieb hierüber: »Bei **Wirbeltieren** sind besonders die von FRITSCH¹ beschriebenen großen Ganglienzellen am dorsalen Teil der Medulla oblongata von *Lophius piscatorius* und die durch BILHARZ² und FRITSCH³ bekannt gewordenen elektrischen Riesenganglienzellen von *Malapterurus electricus* für unser Thema interessant. Bei der *Lophius*-Zelle⁴ wuchert die Neuroglia, welche auch hier aus meist eng verflochtenen Fibrillen von der Stärke derjenigen des Ganglienzellspongionplasma und aus eingestreuten Kernen besteht (vgl. Textfig. 8 auf S. 36) meist allenthalben ins Innere der Ganglienzelle hinein und breitet sich peripher weit aus, es entstehen dadurch wieder mehr oder weniger breite Buchten, welche durch dünnere oder dickere Züge des Zellprotoplasma voneinander getrennt werden. Diese Protoplasmascheidewände reduzieren sich oft auf ein Minimum, so daß dann fast die ganze Randzone der Ganglienzelle von Neuroglia gebildet wird und sich durch helleres Aussehen gegen das innere Zellprotoplasma abhebt. Die Zellen werden infolgedessen den Zellen des ersten Typus von *Doris* sehr ähnlich. Nach außen von der hellen Neuroglia-randzone erhält sich meist noch ein schmaler Randsaum des Zellprotoplasma. In diesem verdichtet sich oft das Spongionplasma unter gleichzeitigem Verluste des Hyaloplasma derartig, daß aus dem Randsaume eine fast homogen ausschende Scheide entsteht. Dadurch wird die Übereinstimmung mit den eben erwähnten Zellen von *Doris* (vgl. Textfig. 6, S. 34) noch größer, zumal auch bei *Lophius* der Randsaum resp. die Scheide sich nur selten kontinuierlich über den ganzen Umkreis der Zelle ausdehnt, sondern allenthalben Lücken zeigt, an denen die intracelluläre Neuroglia direkt mit der

¹ Über einige bemerkenswerte Elemente des Centralnervensystems von *Lophius pisc.* Arch. f. mikr. Anat. XXVII. 1886.

² Das elektrische Organ des Zitterwelses. Leipzig 1857.

³ Die elektrischen Fische. I. *Malapterurus electr.* Leipzig 1887.

⁴ FRITSCH nennt auch die *Lophius*-Zellen Riesenganglienzellen. Mit Bezug auf die übrigen Ganglienzellen des Tieres verdienen sie wohl diesen Ausdruck, gegenüber den Ganglienzellen vieler Wirbellosen, besonders der Gastropoden und unter den Hirudineen von *Pontobdella*, kann man sie kaum als mittelgroß bezeichnen.

intercellulären zusammentritt. Gleich der letzteren enthält auch die erstere eine große Anzahl verhältnismäßig sehr kleiner, in der Größe sehr schwankender Kerne. An den inneren Flächen der Buchten findet wie bei den Wirbellosen der allmähliche Übergang der intracellulären Neuroglia in das Spongionplasma der Ganglienzelle statt. Die Blut- und Lymphgefäße, welche die intercelluläre Neuroglia durchsetzen, dringen oft auch, namentlich am Grunde des Fortsatzes, in die intracelluläre ein. Die intracellulären Gefäße sind bereits von FRITSCH gesehen worden, die Haupteigentümlichkeit dieser *Lophius*-Zellen, d. h. die intracelluläre Neuroglia hat er nicht erkannt. Übrigens enthalten nicht alle Zellen Gefäße, sondern nur der kleinere Teil, besonders die größten. Dagegen fehlen Zellen ohne intracelluläre Neuroglia so gut wie ganz, bei einigen wenigen treten allerdings nur Spuren derselben auf¹.

Über die Bedeutung dieses eigenartigen Zusammenhanges von Ganglienzelle und Neuroglia ließ ich mich im Jahre 1893² folgendermaßen aus: »Es entsteht die Frage: „Wie sind die geschilderten eigentümlichen Strukturverhältnisse zu deuten?“ Zunächst könnte man an einen pathologischen Prozeß denken. Gegen eine solche Annahme spricht in erster Linie der Umstand, daß der für die einzelne Art geschilderte Bau bei sämtlichen untersuchten Exemplaren wiederkehrte; unverständlich wäre es ferner, warum z. B. bei *Lophius* und *Malapterurus* stets gerade nur die beschriebenen Ganglienzellen und nicht alle übrigen so tiefgehende pathologische Veränderungen zeigten; schließlich würden sich manche der mitgeteilten Beobachtungen, so besonders die tief im Innern der Ganglienzellen liegenden, rings von Zellprotoplasma umschlossenen Neurogliakerne (nicht Zellen!) sowie der unterschiedslose Übergang der in die Ganglienzelle eingedrungenen Neurogliafibrillen (bzw. Bäumchen usw.) in das Spongionplasma der Zelle auf pathologischem Wege wohl kaum deuten lassen. Wir haben es also offenbar mit normalen Vorgängen zu tun. Ich glaube, daß uns das Verständnis für dieselben durch die Beobachtungen

¹ FRITSCH nennt das die Ganglienzellen umschließende kernhaltige Fibrillennetzwerk nicht Neuroglia, sondern ein schwammiges Gewebe von bindegewebigem Charakter. Nicht nur, daß ich dieses Zellgewebe sehr häufig sich direkt in Neuroglia nach unten zu fortsetzen sah, wird auch jeder Zweifel an der Neuroglia-natur desselben gelöst durch das allerdings nur vereinzelte Vorkommen von vollständig gleichgebauten und gleichgroßen Ganglienzellen um den Centralkanal herum, ja ventralwärts von demselben, bei denen das umgebende Gewebe sich ohne weiteres als Neuroglia erkennen läßt.

² E. ROHDE, Ganglienzelle und Neuroglia. I. c. S. 437.

GOETTES¹ über die Entstehung der Zellen der Spinalganglien der Unke eröffnet werden wird. GOETTE sagt: Ich will zuerst die histologischen Veränderungen des Spinalganglions betrachten, welche in gleicher Weise bei allen übrigen Ganglien vorkommen. Man kann sagen, daß sie anfangs mit der Entwicklung der grauen Rückenmarkssubstanz übereinstimmen: während die Dottersubstanz vermittels der Umbildungskugeln in reifes Protoplasma verwandelt wird, verschmelzen die Leiber der früheren Embryonalzellen zu einer Grundsubstanz, in welcher um die Mehrzahl der Kerne ein neuer Zelleib sich absondert, ein Teil derselben aber frei eingelagert bleibt. Die neuen Zelleiber sind oft etwas dunkler als die Grundsubstanz und ihre Masse erscheint in der Richtung des Nervenstammes an einer Seite des Kernes angehäuft und bisweilen annähernd kegelförmig ausgezogen, während die übrige Peripherie des Kernes von einer dünneren Schicht umgeben ist. Außerdem habe ich an den Spinalganglien deutlich gesehen; daß die neuen Zelleiber früher protoplasmatisch umgewandelt waren als die Grundsubstanz, welche neben den Umbildungskugeln noch Dotterplättchen enthielt; und da sie, je jünger das Ganglion ist, gegen die Grundsubstanz um so mehr zurücktreten, oft kaum andeutungsweise vorhanden sind, während dieses Verhältnis später sich gerade umkehrt, so möchte ich annehmen, daß diese neu angelegten Zellen nicht gleich eine fixe Grenze besitzen, sondern aus der umgebenden Grundsubstanz fortwährend neues Protoplasma sich ihnen anfügt. Die Kerne dieser neuen Zellen bleiben kugelig und erscheinen sehr bald größer als die länglichen freien Kerne der Grundsubstanz; meist sind sie mit einem oder mehreren Kernkörperchen versehen. Sind einmal die Umbildungskugeln verschwunden, so entwickeln sich in derselben Fasern, welche kontinuierlich in diejenigen des austretenden Nerven übergehen; der Rest der Grundsubstanz verwandelt sich dann in eine bindegewebsartige Zwischensubstanz.* Nach GOETTE stellt also die Neuroglia das Bildungsgewebe der Ganglienzellen vor. In diesem Sinne lassen sich auch unsre Beobachtungen deuten, d. h. als Erscheinungen einer eigentümlichen Art von Regeneration, durch welche die Ganglienzelle im ausgebildeten Tiere ununterbrochen ihr Protoplasma auf Kosten der Neuroglia erneut und zwar derart, daß sie zuerst ihr Spongionplasma aus den Neurogliafibrillen und sekundär zwischen denselben das Hyaloplasma neu erzeugt. Die sehr verschiedenen

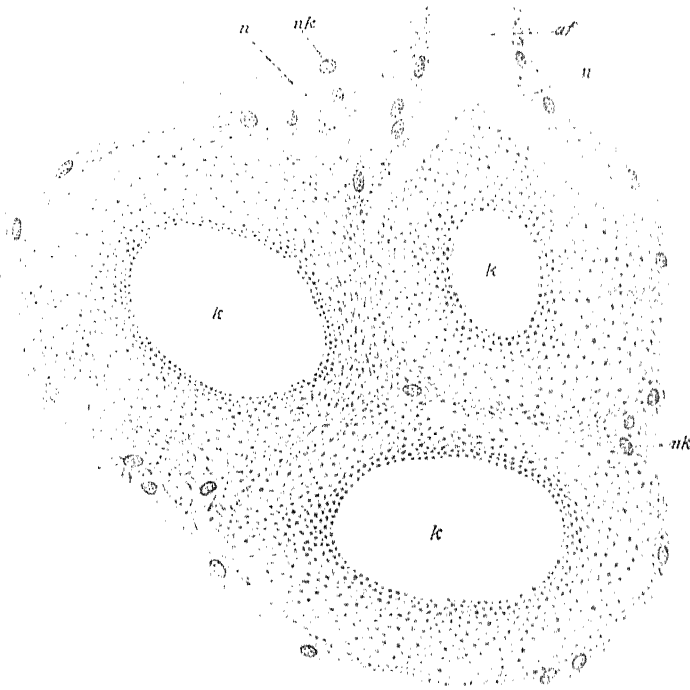
¹ Die Entwicklungsgeschichte der Unke. Leipzig 1875.

Strukturverhältnisse, die oft bei den Ganglienzellen einer Art auftreten, hätten wir dann als verschiedene Phasen dieser Regeneration zu deuten. Da ferner das Spongionplasma der Ganglienzelle bei allen Tierklassen, wenn nicht im Innern, so doch stets an der Peripherie der Zelle im direkten Übergang in die Neuroglia sich befindet, wie dargelegt worden ist, so wäre zu schließen, daß sämtliche Ganglienzellen während ihres Lebens ihr Spongionplasma (bzw. Hyaloplasma) von der Neuroglia aus erneuerten. Die tiefen Neurogliabuchten, wie wir sie bei *Pleurobranchus*, *Tethys*, *Lophius* und *Malapterurus* getroffen haben, deuteten dann, da durch dieselben die regenerierende Oberfläche der Ganglienzelle bedeutend vergrößert wird, auf einen besonders lebhaften Stoffwechsel und erhöhte Tätigkeit der Zelle hin. Im vollsten Einklang hiermit stünde es, daß die Buchten den Höhepunkt ihrer Ausbildung bei den beiden *Malapterurus*-Zellen erreichen, welche allein das elektrische Organ versorgen, während bei den übrigen mit elektrischen Organen versehenen Tieren (*Torpedo*, *Gymnotus*) die Zahl der elektrischen Zellen eine sehr große ist. Durch Regeneration würden auch die innerhalb der Ganglienzelle auftretenden allseitig von Zellsubstanz umgebenen Neurogliakerne respektiv Neurogliafibrillenpartien ihre Erklärung finden: es tritt eine allmähliche Ablösung der intracellulären Neuroglia von der intercellulären und schließlich ein derartiges Aufgehen der ersteren in Gangliensubstanz ein, daß nur noch die Kerne den Neurogliaursprung des betreffenden Zellabschnittes andeuten.«

Ich vertrat damals noch die Ansicht, daß der Inhalt des grobfibrillären Spongionplasmas nur Hyaloplasma wäre. Ich überzeugte mich aber bald, bei weiterer Ausdehnung meiner Studien, daß das feinfibrilläre Spongionplasma, welches bei manchen Ganglienzellen ausschließlich die Randzone bildet, nicht auf diese beschränkt ist, sondern auch die Räume zwischen dem grobfibrillären Spongionplasma erfüllt und samt dem Hyaloplasma die Grundsubstanz der Ganglienzelle ausmacht, welche von dem grobfibrillären Spongionplasma durchsetzt wird. Ich schrieb bereits im Jahre 1895¹ darüber: »Ehe ich aber zu den Nerven übergehe, muß ich noch einmal kurz der Ganglienzellen gedenken. Ich glaube nämlich im letzten Jahre in der Erkenntnis der Struktur derselben um einen Schritt weiter gekommen zu sein. Das feinfibrilläre Spongionplasma tritt nämlich nicht nur im Achsenzyylinderfortsatz und am Rande der Ganglienzellen auf, wie

¹ E. ROHDE, Ganglienzelle, Achsenzyylinder, Punksubstanz und Neuroglia. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XLV.

ich es früher dargestellt habe, sondern es erfüllt bei wahrscheinlich allen Ganglienzellen den ganzen Zelleib bis zum Kern, es bildet samt dem eingeschlossenen Hyaloplasma, das an dasselbe gebunden zu sein scheint, das eigentliche Grundelement des Zelleibes, welches aber stets von dem grobfibrillären Spongionoplasma, der direkten Fortsetzung der Neuroglia, durchsetzt wird, so daß es da, wo letzteres dichter geflochten ist, häufig nur schwer zur Unterscheidung kommt



Textfig. 3.

Ganglienzellen von *Aplysia*. *af*, Fortsatz der Ganglienzelle; *n*, Neuroglia; *nk*, Neurogliakern; *k*, Kern der Ganglienzelle. Aus Rohde, Ganglienzelle, Achsenzylinder, Punksubstanz und Neuroglia. Arch. f. mikr. Anat. 1895. Bd. XLV.

und erst an den Stellen wieder deutlich zutage tritt, wo das Gefüge des grobfibrillären Spongionoplasma weiter wird oder dieses ganz fehlt, so stets im Achsenzylinderfortsatz und oft am Rande der Ganglienzellen (vgl. Textfig. 3 und Textfig. 2 auf S. 12). Grob- und feinfibrilläres Spongionoplasma stellen aber nicht zwei histologisch verschiedene Elemente dar, sondern man sieht sie in manchen Ganglienzellen ganz allmählich ineinander übergehen, wie ich schon in meiner letzten Abhandlung betont habe.«

HOLMGREN und ich stimmen also insofern miteinander überein, als wir beide eine Grundsubstanz der Ganglienzellen und ein grobes, spongioplasmatisches Netzwerk in derselben, ferner einen direkten Zusammenhang des letzteren mit den die Ganglienzellen umhüllenden Zellen annehmen, welche letztere von HOLMGREN einfach als interstitielle Zellen bezeichnet werden, in Wirklichkeit aber Neurogliazellen sind; wir unterscheiden uns beide aber darin, daß HOLMGREN das grobe Spongioplasma erst sekundär in die Ganglienzelle einwuchern läßt, während es nach meiner Auffassung im engsten Zusammenhang mit der Entwicklung der Ganglienzelle und in direkter Verbindung mit dem feinen Fibrillenwerk der Grundsubstanz der Ganglienzelle steht.

HOLMGREN betont ferner die große Mannigfaltigkeit in der Ausbildung seiner Trophospongien, welche keine fixen Bildungen, sondern einem stetigen Wechsel unterworfen seien. Zu derselben Erkenntnis war ich bereits im Jahre 1895 über die dem Trophospongium HOLMGRENS entsprechende intracelluläre Neuroglia der Ganglienzellen gekommen und habe dies damals auch direkt durch sehr zeitraubende und mühselige Untersuchungen nachweisen können. Ich ließ mich hierüber folgendermaßen aus¹: »Da nach meinen neueren Untersuchungen die Zwischenmasse der groben aus der Neuroglia sich bildenden Fibrillen nicht reines Hyaloplasma, sondern ein feinfibrilläres das Hyaloplasma enthaltendes Spongioplasma ist, in welches die groben Fibrillen allmählich übergehen, so muß also die alte Auffassung dahin abgeändert werden, daß aus der Neuroglia zuerst die groben Fibrillen entstehen und diese sekundär in feinere zerfallen, welche erst das ebenfalls sich neubildende Hyaloplasma zwischen sich schließen². Ist meine Hypothese von der Regeneration der Ganglienzellen von der Neuroglia aus richtig, dann kann eine Ganglienzelle nicht immer die gleiche Struktur besitzen. Dies hat mir auch die Untersuchung bestimmter für diesen Zweck besonders günstiger Ganglienzellen vollauf bestätigt. Für die Entscheidung dieser Frage sind die intracellulären Neurogliakerne der Ganglienzellen sehr wertvoll, insofern einerseits ihre Anzahl ungefähr den

¹ Ganglienzelle, Achsencylinder, Punktsbstanz und Neuroglia. I. c. S. 404.

² Möglicherweise bildet das Hyaloplasma nur eine leitende Rindenschicht um je eine feine Neurogliafibrille als Achse.

Maßstab für die Menge der intracellulären Neuroglia abgibt, anderseits sie in dem Falle, wo die intracelluläre Neuroglia bereits vollständig in Ganglienzellsubstanz übergegangen ist, noch deutlich die Stelle, an der die Neurogliawucherung stattgefunden hat, andeuten. Bei *Helix* kommen im Fußganglion an gewissen Stellen einige sehr große Ganglienzellen vor, welche namentlich stark von Neuroglia-gewebe durchsetzt werden und sich bei einiger Übung auf gleich gerichteten Serien leicht wiederfinden lassen¹. Ich habe zu diesem Zweck von zehn Exemplaren von *Helix* die Fußganglien in genau derselben Weise behandelt, d. h. gleichzeitig gehärtet (in 10% Sublimat), gefärbt usw. und in den entsprechenden Ganglienzellen verschiedener Tiere ganz unglaubliche Variationen der intracellulären Neuroglia konstatieren können. Eine Ganglienzelle, welche in dem einen Falle 35 Neurogliakerne enthielt, wies in einem andern nur 21, in einem dritten kaum 6—7 auf; die gleichen Ganglienzellen zeigten in verschiedenen Tieren an derselben Stelle das eine Mal 8—9 Neurogliakerne dicht nebeneinander, eingebettet in eine mächtig entwickelte bäumchenförmig sich ausbreitende Neuroglia, das andre Mal keine Spur weder von Neurogliakernen noch Fibrillen. Als ein noch dankbareres Objekt erwies sich *Penaeus*. Ich erwähnte bereits in meiner Abhandlung: »Ganglienzelle und Neuroglia«, daß bei dieser Crustacee in den Ganglienzellen die Neurogliakerne besonders zahlreich auftreten. Namentlich fallen bei *Penaeus* zwei ventral links und rechts von der Mittellinie gelegene kolossale Ganglienzellen durch die Menge der intracellulären Neurogliakerne (bis 140) auf. Ich habe diese Ganglienzellen auf lückenlosen Querschnittserien von mehreren Tieren und aus den verschiedensten Ganglien untersucht, die korrespondierenden Ganglienzellen miteinander verglichen und nicht nur bedeutende diesbezügliche Unterschiede zwischen den gleichgangligen Zellen verschiedener Exemplare, sondern auch zwischen den verschiedengangligen Zellen desselben Tieres gefunden. Entsprechende Ganglienzellen verschiedener Exemplare differierten um 20—30 Neurogliakerne untereinander, auch hier waren die einzelnen Partien des Zellleibes in jedem Tiere anders gebaut. Diese Beobachtungen scheinen doch stark zu gunsten der von mir vertretenen Annahme zu sprechen, daß in den Ganglienzellen eine Neubildung des Spongionplasmas von der Neuroglia aus erfolgt. Wir

¹ Ich habe diese Zellen auch wiederholt frisch auf Zupfpräparaten nach Methylenblaubehandlung zu Gesicht bekommen und sehr schön hier ebenfalls die intracelluläre Neuroglia samt ihren Kernen beobachten können.

müssen dann annehmen, daß die Neurogliakerne, nachdem die intracelluläre Neuroglia vollständig in Ganglienzellsubstanz aufgegangen ist, d. h. nachdem sie das Gefüge des grobfibrillären Ganglienzell-spongioplasmas angenommen und gleichzeitig die hyaloplasmahaltige feinfibrilläre Zwischensubstanz sich entwickelt hat, ebenfalls in der Ganglienzellsubstanz sich auflösen.«

HOLMGREN gibt drittens ebenso wie STUDNICKA¹ an, daß die Saftkanälchen resp. Trophospongien auch in den Neuriten auftreten. Auch dies ist nur eine Bestätigung früherer Angaben von mir. Auch ich fand besonders wieder bei den Gastropoden die Nervenfasern oft ähnlich stark von der Neuroglia durchsetzt wie die Ganglienzellen selbst und schloß hieraus, daß auch die Nervenfasern ebenso wie die Punktsubstanz sich von der Neuroglia aus regenerierten. Ich² schrieb im Jahre 1895: »Da die Neuroglia bei den Wirbellosen am Aufbau der Punktsubstanz und der Achsenzylinderfortsätze gleichen Anteil nimmt als bei den Ganglienzellen, so darf wohl, was von diesen gilt, auch auf jene übertragen werden; es wäre dann zu folgern, daß auch in der Punktsubstanz wie in den Achsenzylinderfortsätzen eine Neubildung des feinfibrillären Spongioplasma von dem direkt aus der Neuroglia hervorgehenden grobfibrillären Spongioplasma aus eintritt, welches letzteres in der Punktsubstanz allenthalben das feinfibrilläre Spongioplasma durchsetzt, in den Achsenzylinderfortsätzen aber die Scheiden bildet, welche gleich den Neurogliahüllen der Ganglienzellen entweder am Rande oder durch einstrahlende meist bäumchenförmige Fortsätze in das feinfibrilläre Achsenzylinderspongioplasma übergehen. Die Neuroglia-bäumchen sind dann in den Ganglienzellen wie in den Achsenzylindern und in der Punktsubstanz als Wachstumsherde zu betrachten, von denen eine besonders intensive Neubildung des Spongioplasmas ausgeht.

Von den Nervenfasern der Wirbeltiere ist es ebenfalls schon bekannt, daß sie vorübergehend stellenweise zerstört und neu gebildet werden und zwar von den Zellen der SCHWANNschen Scheide aus, welche das Äquivalent der Neurogliazellen der Wirbellosen darstellt.

HOLMGREN faßt die Ganglienzellen und alle andern Zellen, welche durch Trophospongien ausgezeichnet sind, als Zellen erster Ordnung, d. h. als solche von höherer physiologischer Dignität auf und stellt sie den der Tropho-

¹ l. c.

² l. c.

spongien entbehrenden Zellen als solchen zweiter Ordnung gegenüber.

Auch ich zog schon im Jahre 1895 aus meinen oben mitgeteilten Befunden den Schluß, daß die Ganglienzellen keine Einheiten im Sinne der als Zellen bezeichneten Bildungen darstellen. Dies werden wir auch im vollsten Maße durch die bei dem Untergang und der Neubildung der Ganglienzellen zutage tretenden Erscheinungen bestätigt finden. Wir werden hier sehen, daß es sich bei dem groben, spongioplasmatischen Netzwerk im Innern der Ganglienzellen in der Tat nicht um eine sekundäre Erscheinung, d. h. um eine Einstrahlung von Zellen, wie HOLMGREN es auffaßt, sondern um eine primäre Bildung in dem oben bezeichneten Sinne handelt.

Ehe ich aber hierauf eingehe, werde ich meine früheren Angaben durch eine Anzahl Photographien zu erhärten suchen, die ich jetzt, teilweise an der Hand neuer Zeichnungen, ausführlich besprechen will.

Photographie 1, Taf. IV und Fig. 1, Taf. I stellen zwei in kurzer Entfernung auseinander liegende Schnitte durch eine Ganglienzelle von *Helix* dar. Wie die Photographie zeigt, ist die Zelle tadellos konserviert und ebenso wie die benachbarten Zellen, die auf der Photographie zum Teil gleichfalls noch zu sehen sind, von der Neuroglia dicht umschlossen. Die Fasern der kernhaltigen Neuroglia treten teils einzeln, teils paketweise in die Ganglienzelle ein und gehen, im letzteren Falle unter baumförmiger Verästelung (vgl. in der Photographie 1 besonders den unteren Rand der Zelle), in das grobe Spongioplasma der Ganglienzelle über, welches letzteres auf dem Schnitt meist als grobe Körnelung, stellenweise aber auch als ein Flechtwerk gleich grober kurzer Fäserchen erscheint. Es unterliegt keinem Zweifel, daß wir hier eine Zelle derselben Art vor uns haben, wie sie HOLMGREN in seiner von mir als Textfig. 1 B (S. 6) wiedergegebenen Figur abgebildet und beschrieben hat, und daß die in meiner Fig. 1, Taf. I und in der Photographie 1, Taf. IV so deutlich hervortretenden baumförmig sich verzweigenden intracellulären Neurogliafortsätze (*i. ng lb*, *i. ng lf*) dem Trophospongium der HOLMGRENSCHEN Zelle entsprechen. Wie ich aber nochmals im Gegensatz zu HOLMGREN betone, stimmen die in die Ganglienzelle eintretenden Neurogliafasern sowohl in der Stärke wie im Aussehen mit dem groben

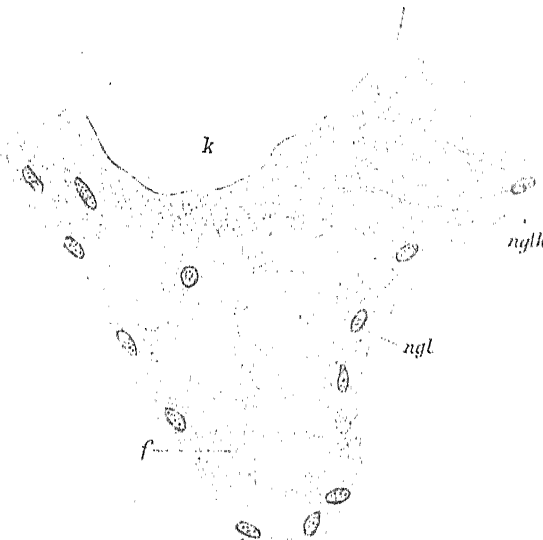
Spongionplasma der Ganglienzelle vollkommen überein und setzen sich unterschiedslos in das letztere fort.

Photographie 2, Taf. IV und Fig. 2, Taf. I sind zwei benachbarte Schnitte durch eine Ganglienzelle von *Aplysia*. Wie wir bereits wissen und uns besonders die Textfig. 2 (S. 12) und 3 (S. 24) deutlich zeigen, besitzt die Ganglienzelle der Gastropoden zweierlei Spongionplasma, nämlich erstens ein feinfibrilläres, das das Hyaloplasma enthält und den Ganglienzelleib gleichmäßig erfüllt, also eine Art Grundsubstanz desselben darstellt und allein den Fortsatz bildet, und zweitens ein grobfibrilläres Spongionplasma, das mit den Neurogliafasern in Zusammenhang tritt. Dieses letztere erfüllt entweder durchweg den Ganglienzelleib und oft so dicht, daß das feinfibrilläre Spongionplasma zwischen ihm kaum zur Unterscheidung kommt, oder es ist auf bestimmte, meist zentrale Partien der Ganglienzelle beschränkt, in welchem Falle dann das feinfibrilläre Spongionplasma als helle Randzone der Ganglienzelle zur deutlichen Unterscheidung kommt, wie dies die Textfig. 2 (S. 12) lehrt. Die Ganglienzelle der Photogr. 2, Taf. IV, resp. der Fig. 2, Taf. I zeigt das feinfibrilläre Spongionplasma (*f.gr*) an dem oberen Ende deutlich, d. h. an dem Pole, an welchem der Fortsatz abgeht. Dieses feinfibrilläre heller erscheinende Spongionplasma wird nun allenthalben von Neurogliafaserzügen (*i.nglf*) senkrecht durchsetzt, welche innen sich allmählich in die einzelnen Fasern auflösen und in das grobe Spongionplasma übergehen.

Die Photographie 3 und 4, Taf. IV sind Schnitten durch eine Ganglienzelle von *Helix* entnommen und werden durch die Textfig. 4 (S. 30) erläutert, welche aus einem benachbarten Schnitt den entsprechenden Teil derselben Ganglienzelle darstellt. Der Fortsatzpol der Ganglienzelle liegt unten und besteht, wie die Regel ist, überwiegend aus feinfibrillärem Spongionplasma. In der Photographie 3 wird dasselbe aber wieder von einem Büschel Neurogliafasern (*i.Nglb*) durchzogen, welches von einer kernhaltigen Stelle der Neuroglia ausgeht und sich im Innern der Ganglienzelle allmählich in die einzelnen Fasern auflöst. Diese gehen dann ganz allmählich in das grobe Spongionplasma über, das den größten Teil der Ganglienzelle erfüllt. Auch in der Photographie 4 treten ganz ähnlich wie in der Textfig. 4 an verschiedenen Stellen von der außen die Ganglienzelle einhüllenden Neuroglia teils kürzere, teils längere Faserzüge (*i.Nglb*) in das Innere der Ganglienzelle ein und setzen sich unterschiedslos in das grobe Spongionplasma derselben fort.

Noch deutlicher tritt dies in der Photographie 5 hervor, welche

einen dritten Schnitt derselben Ganglienzelle von *Helix*, aber bei noch viel stärkerer Vergrößerung als die Photographie 3 und 4 darstellt. Die Neuroglia liegt dieser Zelle, ebenso der ihr links unten benachbarten, dicht an und ist stark von Kernen erfüllt. Beide Ganglienzellen zeigen sich tadellos konserviert. In der größeren Ganglienzelle sehen wir ganz unten bei *X* die Neuroglia buchtartig tief in den Ganglienzellenleib eindringen; sowohl an dieser Stelle als auch an andern Punkten der Peripherie der Zelle treten die Neurogliafasern meist isoliert in die Ganglienzelle ein (*i.nglf*) und können bis zu dem zentralen,



Textfig. 4.

Helix. Ganglienzelle. Ursprung des Fortsatzes. *f*, Fortsatz der Ganglienzelle; *ngl*, Neuroglia; *nglk*, Neurogliakern; *k*, Kern der Ganglienzelle. Aus Rohde, Ganglienzelle und Neuroglia. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XLII.

den Kern umgebenden gleich grobfasrigen Spongioplasma verfolgt werden, in welch letzterem sie sich unterschiedslos verlieren. Der Schnitt ist ferner insofern instruktiv, als tief im Innern der Ganglienzelle deutlich ein großer Neurogliakern (*i.Nrglk*) von genau demselben Bau wie die extracellulären Neurogliakerne auftritt und zwar mitten in dem typischen grobfasrigen Spongioplasma der Ganglienzelle.

Photographie 6, Taf. IV gibt einen Teil einer Ganglienzelle von *Aplysia* wieder und ist darum bemerkenswert, weil sie unten besonders schön die baumförmige Verästelung der in die Ganglienzelle eintretenden Neurogliapartie an zwei Stellen (*i.nrglb*) zeigt und oben in ihrer schmalen hellen, d. h. aus feinfibrillärem

Spongionplasma gebildeten Randzone sehr deutlich von groben Neurogliafasern durchsetzt wird, die von der extracellulären Neuroglia (*ngl*) ab- und in das grobfasrige innere Spongionplasma (*spp*) der Ganglienzelle übergehen.

Ähnliche intracelluläre Neurogliaabümchen, die sich in der hellen feinfibrillären Randzone der Ganglienzelle scharf abheben und im zentralen groben Spongionplasma der Ganglienzelle auflösen, zeigen die beiden Fig. 3 und 4 auf Taf. I, welche gleichfalls Ganglienzellen von *Aplysia* entstammen. In der Fig. 4 erblicken wir ferner im Innern der Ganglienzellen an der Übergangsstelle des einen Neurogliaabümchens in das zentrale grobe Spongionplasma zwei Neurogliakerne.

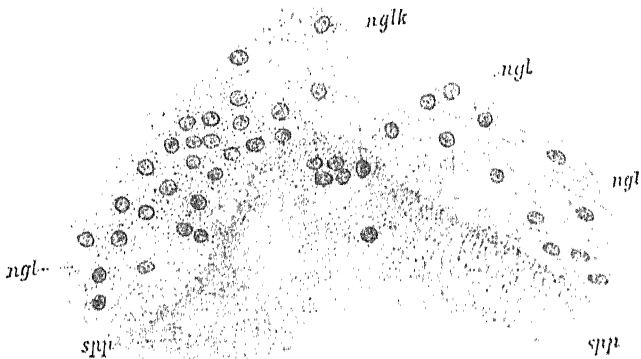
Die Photographien 7, 8, 9 sind Schnitte durch eine vorzüglich erhaltene große Ganglienzelle von *Doris*. In der Photographie 7 können wir deutlich den links oben von der Ganglienzelle abtretenden Fortsatz (*f*) auf eine lange Strecke verfolgen, er besteht aus demselben feinfibrillären Spongionplasma (*fgr*), welches den größten Teil der linken Seite der Ganglienzelle ausmacht und hebt sich gleich der letzteren durch hellen Ton von dem grobfasrigen zentralen, den Kern umhüllenden Spongionplasma (*spp*) ab. In der Photographie 8 und 9 sehen wir links oben nur noch den Stumpf des Ganglienzellfortsatzes. Bei der Ganglienzelle Photographie 7 ist in der rechten oberen Ecke die Neuroglia buchtartig in die Ganglienzelle eingedrungen und wird von außen nur noch durch einen schmalen Saum von Ganglienzellprotoplasma begrenzt, was noch deutlicher die Fig. 5 auf Taf. I veranschaulicht, welche denselben Teil der Ganglienzelle aus einem benachbarten Schnitt wiedergibt. Die Neurogliaucht enthält sowohl in der Photographie 7, Taf. IV, wie in der Fig. 5, Taf. I mehrere Neurogliakerne (*i.nglk*) von genau demselben Bau, wie ihn die zahlreichen Kerne der extracellulären Neuroglia (*ngl*) zeigen, und entsendet verschiedene Fortsätze nach innen, welche das helle feinfibrilläre Ganglienzellprotoplasma durchsetzen und in dem zentralen groben Spongionplasma sich verlieren. Besonders deutlich und lang ist der eine etwa von der Mitte der Bucht abgehende Neurogliafaserstrang (*i.nglf*). Ebenso sehen wir fast an der ganzen linken Seite der Ganglienzelle (Photographie 7) unterhalb des Ganglienzellfortsatzes (*f*) allenthalben die Fasern der Neuroglia meist isoliert in die feinfibrilläre helle Randzone der Ganglienzelle eintreten und hier weiter ziehen, bis sie sich mit dem groben Spongionplasma vereinigt haben.

In der Photographie 8 liegen links oben am Fortsatzgrund eine Anzahl Neurogliakerne (*i.nglk*) im Innern der Ganglienzelle; rechts

neben diesen treten wieder Züge von Neurogliafasern im Bogen in das Innere der Ganglienzelle.

In der Photographie 9, welche bei sehr starker Vergrößerung aufgenommen worden ist, sind die intracellulären Neurogliakerne (*nglk*) am Grunde des Fortsatzes (in der linken oberen Ecke der Ganglienzelle) noch deutlicher. Hier erkennen wir, daß sie nicht nur dieselbe Größe, sondern auch denselben Bau und die gleiche Färbbarkeit wie die Kerne der die Ganglienzelle außen umhüllenden Neuroglia zeigen. Zweifelsohne sind sie diesen gleichwertige Bildungen. Ebenso scharf gelangen hier die rechts oben von diesen intracellulären Neurogliakernen bogenförmig tief ins Innere der Ganglienzelle ziehenden Neurogliafaserzüge (*nglf*) zur Beobachtung. Links oben in der Ganglienzelle, dicht unter dem Fortsatzgrunde, dringt ebenfalls die Neuroglia, einen Einschnitt bildend, tief in die Ganglienzelle ein.

Die Textfig. 5 entstammt derselben Ganglienzelle, welcher die



Textfig. 5.

Doris. Ganglienzelle. Ursprung des Fortsatzes. *ngl*, Neuroglia; *nglk*, Neurogliakern; *spp*, grobes Spongioplasma der Ganglienzelle. Aus ROHDE, Ganglienzelle und Neuroglia. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XLII.

Photographien 7—9 angehören, und zeigt einerseits (gleich Photographie 8 und 9) deutlich eine Anzahl intracellulärer Neurogliakerne, andererseits wie die Neurogliafasern an der ganzen Peripherie der Ganglienzelle meist einzeln in die helle Randzone ein- und in das zentrale grobe Spongioplasma übertreten, ganz ähnlich wie wir es besonders bei der Photographie 7 kennen gelernt haben.

Gleich eng wie bei den Gastropoden ist der Zusammenhang

zwischen dem Spongionplasma der Ganglienzelle und der diese einhüllenden Neuroglia bei den Crustaceen, wie schon oben bemerkt, nur daß hier der Übergang der Neuroglia in das Spongionplasma der Ganglienzelle meist an der Oberfläche der Ganglienzelle erfolgt. Photographie 10 stellt einen Schnitt durch eine Ganglienzelle von *Palinurus* dar. Wir sehen fast allenthalben, besonders aber an der linken Seite der Ganglienzelle, das Spongionplasma der letzteren so allmählich in die Neurogliafasern übergehen, daß es überhaupt unmöglich ist zu sagen, wo die Ganglienzelle aufhört und die Neuroglia beginnt. Auf der rechten Seite hat sich der Ganglienzellleib etwas von der Neurogliahülle abgehoben. Der freie Raum zwischen beiden wird allenthalben von Fasern durchzogen, welche ebenso wohl als austretende spongionplasmatische Fasern der Ganglienzelle wie als eintretende Neurogliafasern aufgefaßt werden können und Zeugnis ablegen von dem engen Konnex, der zwischen beiden Elementen besteht.

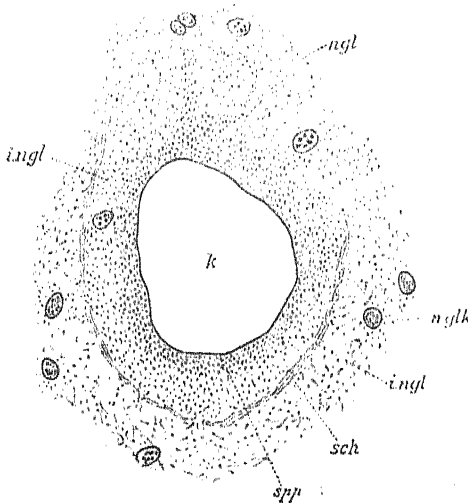
Eine sehr eigenartige Form der Wechselbeziehungen zwischen Ganglienzelle und Neuroglia zeigen die Ganglienzellen der Photographien 11—14, insofern hier die intracelluläre Neuroglia größere oder kleinere zusammenhängende Partien des Ganglienzellinnern ausmacht. Sie stellen Ganglienzellen von Meeresgastropoden dar.

Photographie 11 ist ein Schnitt durch eine Ganglienzelle von *Doris*. Die stark entwickelte intracelluläre Neuroglia (*i.ngl.*), welche durch helleres Aussehen im Ganglienzellleib hervorsticht, stimmt in ihrem Faserwerk so mit dem groben Spongionplasma der Ganglienzelle überein und geht in das letztere allenthalben so allmählich über, daß man die intracelluläre Neuroglia als etwas aufgelockerte Partien des spongionplasmatischen Ganglienzellgerüsts ansprechen könnte, wenn sie nicht erstens an den verschiedensten Stellen am Grunde des Fortsatzes, besonders in großer Ausdehnung an der linken Seite desselben, in die extracelluläre Neuroglia überginge, und zweitens nicht typische Neurogliakerne (*i.nglk.*) enthielte.

Die in der Photographie 11 zutage tretenden Strukturen werden durch die Textfig. 6 (S. 34) noch weiter erläutert, welche eine andre sehr ähnlich gebaute Ganglienzelle von *Doris* wiedergibt, die sich nur insofern von der Ganglienzelle der Photographie 11 unterscheidet, als die intracelluläre Neuroglia (*i.ngl.*) nicht nur auf den Fortsatzgrund, wie bei der letzteren, beschränkt ist, sondern sich über den ganzen Umkreis der Zelle ausbreitet. Die helle intracelluläre Neurogliazone

unterscheidet sich von dem zentralen den Kern umgebenden Ganglienzellprotoplasma eigentlich nur durch das Fehlen der Zwischensubstanz, welche dem ersteren das dunkle Aussehen verleiht, und ferner durch das Auftreten von typischen Neurogliakernen.

Sehr ähnlich liegen die Verhältnisse in den Photographien 12—14 und in der Textfig. 7 (S. 35), welche Schnitte durch eine große Gang-



Textfig. 6.

Doris. Ganglienzelle. *spp*, Ganglienzellprotoplasma; *ingl*, intracelluläre Neuroglia; *ngl*, Neuroglia; *nglk*, Neurogliakern; *sch*, faserige Scheide der Ganglienzelle. Aus Rombe, Ganglienzellkern und Neuroglia. Arch. f. mikr. Anat. 1896. Bd. XLVII.

plasma total durch allenthalben eingedrungene Neuroglia zerklüftet, welche besonders durch ihre zahlreichen Kerne hervortritt. Photographie 13 und 14 zeigen uns den Fortsatzgrund bei starker Vergrößerung, Photographie 14 gleichzeitig noch einen Teil des Fortsatzes. Derselbe wird durch die intracelluläre Neuroglia derartig durchsetzt, daß es den Eindruck macht, als entspränge er mit mehreren Wurzeln in der Ganglienzelle.

Die Photographien 12—14 werden noch verständlicher gemacht durch die Textfig. 7, welche den Fortsatzgrund derselben Ganglienzelle aus einem benachbarten Schnitt darstellt. Wir sehen ganz ähnlich wie in der Textfig. 6 resp. der Photographie 11 die intracelluläre Neuroglia nur durch ihr helleres durch das Fehlen der Zwischensubstanz bedingtes Aussehen und durch ihren Kernreichtum

ganz anders als das der benachbarten Ganglienzellen darstellt. In der Photographie 12 sehen wir bei schwacher Vergrößerung die ganze Ganglienzelle (*gr*), welche sich durch ihren bedeutenden Umfang gegenüber den benachbarten Ganglienzellen auszeichnet. Während diese große Ganglienzelle in ihrem weitaus größten Teil, ebenso wie die kleineren Ganglienzellen, durchweg ein ganz normales Aussehen zeigen, gewinnt sie an ihrem oberen Pol (*f*), der den Fortsatzgrund darstellt, eine sehr eigenartige Struktur.

Wir sehen hier ihr Proto-

gegenüber dem von ihr zerklüfteten Ganglienzellprotoplasma ausgezeichnet, welch letzteres sich wieder ganz allmählich in jene auflöst.

Der Ganglienzellfortsatz dieser *Pleurobranchus*-Zelle gewinnt dadurch eine gewisse Ähnlichkeit mit der bekannten von FRITSCH zu-



Textfig. 7.

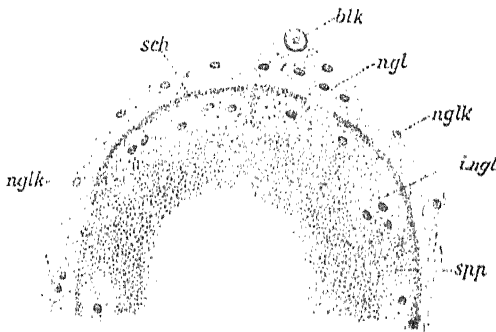
Pleurobranchus. Ganglienzelle. Ursprung des Fortsatzes. k, Kern der Ganglienzelle; ngl, Neuroglia; ngk, Neurogliakern; spp, grobes Spongionplasma der Ganglienzelle; sch, Scheide der Ganglienzelle. Aus ROUNDE, Ganglienzelle und Neuroglia. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XIII.

erst beschriebenen *Malapterurus*- und *Lophius*-Zelle (vgl. oben), von denen FRITSCH folgendes sagt, bezüglich *Malapterurus*: »Hier bildet sich in dem bezeichneten Abstand von dem Zellleib durch Verschmelzung der benachbarten Fortsätze eine Art von durchlöcherter Platte, die

ich die Fußplatte des elektrischen Nerven nenne; denn von ihr entspringt mit breiter Basis der Achsenzylinder dieses Nerven. . . »Natürlich ist hier in Wirklichkeit ein eigentlicher Hohlraum nicht vorhanden, sondern die Maschen zwischen den Fortsätzen sind ausgefüllt durch lockeres Gewebe, in welchem Blutkapillaren den vorwiegenden Bestandteil bilden« und betreffs *Lophius*: »Der von der Platte abgehende breite Stumpf dieses Fortsatzes ist gewöhnlich mehrfach durchlöchert, und somit stellt die Bildung den Übergang dar zu der Ursprungsweise des Achsenzylinders an der *Malapterurus*-Zelle, wo er von einer durchlöcherten Platte entspringt, die in einem gewissen Abstand vom Zellkörper durch die Verschmelzung eines korbartigen Geflechtes von Protoplasmafortsätzen gebildet wird.«

Auch bei der eben beschriebenen *Pleurobranchus*-Zelle (Photographie 12–14) entspringt der Ganglienzellfortsatz von einer durchlöcherten Platte, d. h. er geht aus der Verschmelzung der die Neurogliabuchten begrenzenden Teile des Ganglienzellprotoplasmas hervor.

Die Ganglienzellen des Lobus electricus von *Lophius* habe ich früher schon eingehend beschrieben (vgl. oben). Heute bringe ich von



Textfig. 8.

Lophius. Ganglienzelle. Randpartie. *blk*, Blutkörperchen; *ngl*, Neuroglia; *nglk*, Neurogliakern; *spp*, grobes Spongoplasma der Ganglienzelle; *sch*, scheidenartige Bildung der Ganglienzelle. Aus Rombe, Ganglienzelle und Neuroglia. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XLII.

ihnen vier Photographien (15–18) aus Schnitten. In der Photographie 15 sehen wir die Randzone der Ganglienzelle allenthalben von bald größeren, bald kleineren Neurogliabuchten (*i. ngl*) durchsetzt, deren feinere Details wieder durch die Textfig. 8 und die oben gegebene ausführliche Beschreibung (S. 20, 21) veranschaulicht werden. Sehr oft enthalten diese Neurogliabuchten Ge-

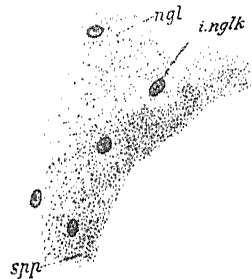
fäße. Besonders deutlich treten diese (*blg*) auf den Photographien 16 und 17 in den großen Neurogliabuchten am Grunde des Fortsatzes hervor. Die Photographie 18 bringt bei schwächerer Vergrößerung fünf *Lophius*-Zellen, welche alle am Rande von der Neuroglia mehr oder weniger angefressen erscheinen. Ich komme auf diese *Lophius*-Zellen unten noch einmal zurück.

Auch die Crustaceen-Ganglienzellen sind oft durch solche Neurogliabuchten ausgezeichnet, wie dies Photographie 19 beweist, die eine vorzüglich konservierte Ganglienzelle von *Palinurus* darstellt, in welche die Neuroglia an verschiedenen Stellen mehr oder weniger tief eindringt, teilweise von Kernen (*i.nglk*) begleitet. Dasselbe zeigt auch die Textfig. 9.

Wie wir bereits oben gesehen haben, habe ich in meinen früheren Arbeiten darauf aufmerksam gemacht, daß die Nervenfortsätze der Ganglienzellen ebenfalls von der Neuroglia durchsetzt werden. Photographie 20 bringt eine *Pleurobranchus*-Zelle (*gx*) im Schnitt, welche ein sehr schönes Beispiel hierfür ist. Wir bemerken, daß die Neuroglia, welche die Nervenfaser (*f*) in gleicher Weise wie die Ganglienzelle (*gx*) dicht umschließt, mit ihren Fasern und Kernen auch in die erstere allenthalben vordringt und deren feinfibrilläre Grundsubstanz (vgl. oben) nach allen Richtungen durchsetzt. Der Nervenfortsatz und die zugehörige Ganglienzelle sind ebenso wie die benachbarten Zellen tadellos konserviert, so daß die Annahme, es liege hier ein Kunstprodukt vor, ganz ausgeschlossen ist.

Zeigte uns die Photographie 20 einen längs getroffenen Ganglienzellfortsatz von *Pleurobranchus*, so finden wir in der Photographie 21 eine dicke Nervenfaser (*f*) von *Pleurobranchaea* quer getroffen, die in ebenso instruktiver Weise die Einstrahlung der Neuroglia zeigt. Der Nervenfaser liegt unten eine große Neurogliazelle (*ngx*) mit großem Kern (*nglk*) dicht an, von welcher eine Anzahl bald dickerer bald dünnerer Fortsätze in die Nervenfaser eintreten und sich hier genau so baumförmig verzweigen, wie ich dies für die verschiedensten Ganglienzellen beschrieben habe. Die Fortsätze der Neurogliazelle lösen sich in der Nervenfaser in immer feinere Fasern auf, welche in das feine Spongionplasma, das für die Nervenfasern typisch ist, allmählich übergehen. Das gleiche demonstriert die Textfig. 10 auf S. 38 (vgl. auch Photographie 22 *f*).

Für unsre Aufgabe besonders interessant ist es aber, daß daselbe Verhältnis wie zwischen Ganglienzelle resp. Ganglienzellfortsatz und Neuroglia auch zwischen der Punktsbstanz (sowohl der Nerven als der Ganglien bzw. der Kommissuren) und der Neuroglia besteht,



Textfig. 9.

Palinurus. Ganglienzelle. Randpartie. *ngl*, Neuroglia; *spp*, grobes Spongionplasma der Ganglienzelle. Aus RÖHDE, Ganglienzelle und Neuroglia. Archiv für mikr. Anat. Bd. XLII.

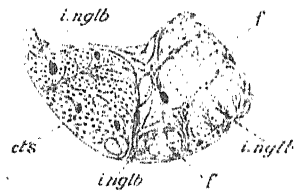
wie dies die Textfig. 11 für die Gastropoden zeigt, die durch das oben S. 27 Gesagte erklärt wird.

Das gleiche gilt aber auch für andre Wirbellose. So wird mir heute erst die Bedeutung der von mir früher¹ als Kommissurenzellen und Medianzellen beschriebenen Zellen der Hirudineen vollkommen klar, es handelt sich bei diesen um Neurogliazellen, wie wir sie bei den Ganglienzellen kennen gelernt haben. Wir sehen in der Textfig. 12 im Innern der Punktsubstanz des Ganglions basal in der Mediallinie eine Zelle derselben Art (*mdz*), wie sie in der Ganglienzellenschicht



Textfig. 10.

Fig. 10. *Pleurobranchaca*. Fortsatz einer Ganglienzelle im Querschnitt. *ngl*, Neuroglia; *nglk*, Neuroglia-kern; *i.nglb*, baumförmig sich verästelnde Fortsätze der Neuroglia.



Textfig. 11.

Fig. 11. *Aplysia*. Teil eines aus Punktsubstanz und Achsenzylinderfortsätzen bestehenden Nerven im Querschnitt. *f*, (Achsenzylinder-) Fortsatz einer Ganglienzelle; *i.nglb*, Neuroglia (-Bäumchen); *cts*, Punktsubstanz.

Aus ROHDE, Ganglienzelle, Achsenzylinder, Punktsubstanz und Neuroglia. Arch. f. mikr. Anat. 1895. Bd. XLV.

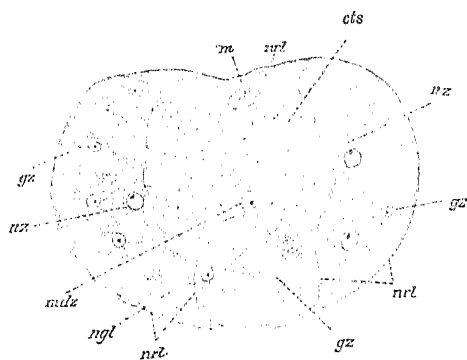
als Neurogliazellen (*nz*) die Ganglienzellen umfassen. Die Zelle (*mdz*) geht mit ihren Fortsätzen ganz allmählich in die Punktsubstanz (*cts*) über, ebenso wie auch die Neuroglia der Ganglienzellschicht sich kontinuierlich in das Protoplasma der Ganglienzellen (*g*) fortsetzt. Diese »Medianzellen« (*mdz*) finden sich meist zu mehreren, wenn auch stets nur in beschränkter und offenbar bestimmter Zahl in der Punktsubstanz der Ganglien (*mdz* in der Textfig. 14), ebenso wie auch in der die Punktsubstanz einhüllenden Ganglienzellenschicht, die ihnen entsprechenden Neurogliazellen (*nz*) nur in geringer Menge, aber scheinbar auch in gewisser Gesetzmäßigkeit auftreten (vgl. Textfig. 13)².

Im gleichen Sinne sind die riesigen Kommissurenzellen zu deuten, welche bei den Hirudineen in der Einzahl je in einer Kommissur in deren Zentrum vorkommen (*cmz* in der Textfig. 15). Auch sie gehen mit ihren vielfach verzweigten Fortsätzen ganz allmählich in die

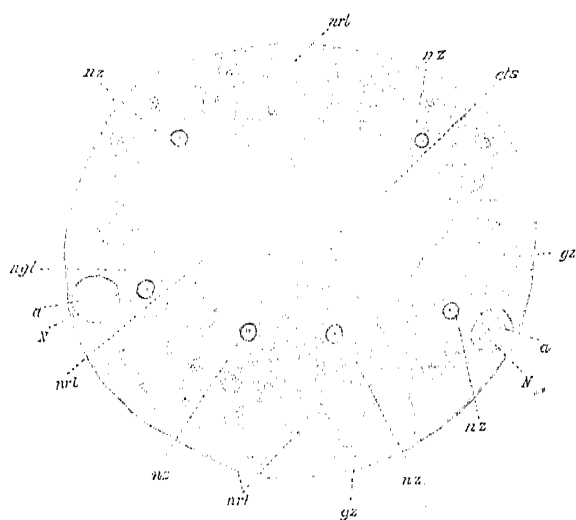
¹ E. ROHDE, Histologische Untersuchungen über das Nervensystem der Hirudineen. Zool. Beitr. III. Bd.

² Vgl. Ausführlicheres in meiner eben zitierten Abhandlung.

Textfig. 12.



Textfig. 13.



Textfig. 14.

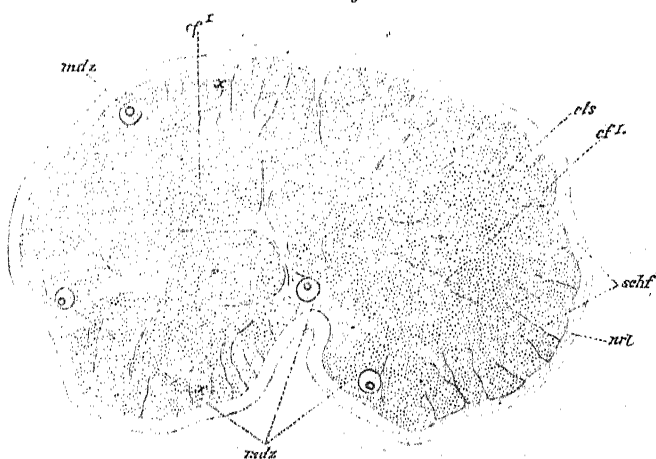
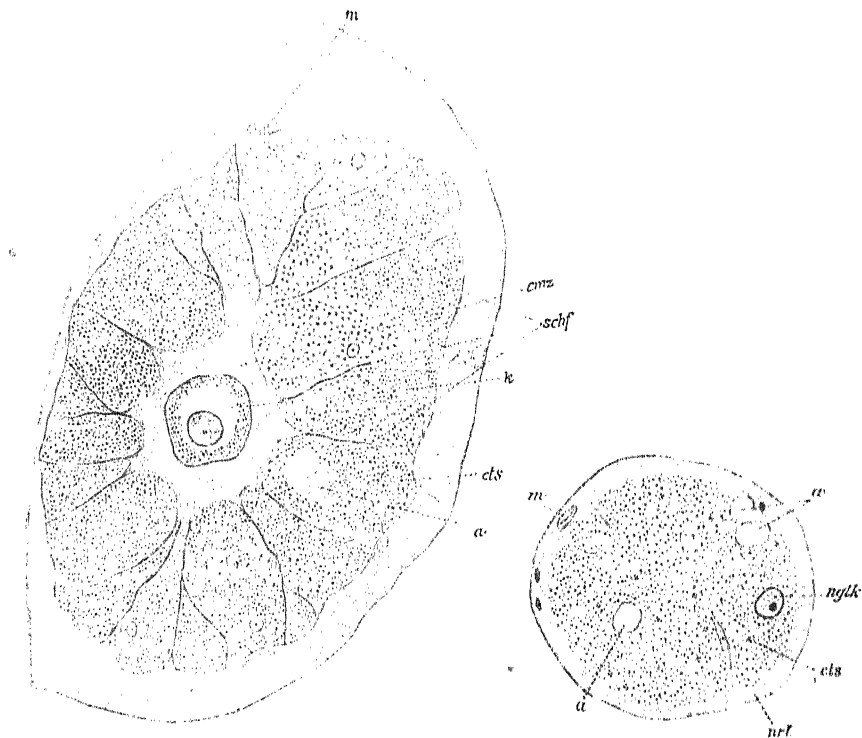


Fig. 12—16. Hirudineen. Ganglien. Kommissuren. Nerven quer. — Fig. 12, 13, 14. *Anelastomum*. Ganglion. Aus Roude, Histologische Untersuch. über das Nervensyst. der Hirudineen. Zoolog. Beitr. Bd. III. 1892.



Textfig. 15.

Textfig. 16.

Fig. 15. *Aulastomum*. Bauchmark. Kommissur. — Fig. 16. *Aulastomum*. Nerv. *cts*, Zentralsubstanz (Punktsubstanz); *cmz*, Kommissurenzelle; *k*, Kern der Kommissurenzelle; *nglk*, Kern einer Neurogliazelle (Fig. 16); *mdz*, Medianzellen; *nz*, Neurogliazellen; *gz*, Ganglienzelle. Aus Rohde, Histologische Untersuchungen über das Nervensystem der Hirudineen. Zool. Beitr. Bd. III. 1892.

Punktsubstanz der Kommissuren über, wie die Neurogliazellen in die Ganglienzellen. Besonders deutlich tritt dies bei *Pontobdella* hervor.

Ebenso trifft man in der Punktsubstanz der Nerven oft große Kerne (*nglk* in Textfig. 16), welche in ihrem Bau denjenigen der Neurogliazellen der Ganglienzellschicht resp. den Medianzellen der Punktsubstanz des Bauchmarks gleichkommen und wohl ebenfalls auf Neurogliazellen derselben Art zurückzuführen sind, von denen sich aber nur die Kerne erhalten haben, ähnlich wie wir ja auch oft in den Ganglienzellen nur noch die Neurogliakerne als letzte Reste der Neurogliazellen gefunden haben.

Es spielen sich also offenbar in ganzen Organen resp. Organen dieselben Vorgänge ab wie in der einzelnen Ganglienzelle.

C. Parallele zwischen Ganglienzelle und Geschlechtszelle.

Wir haben im vorhergehenden gesehen, daß am Aufbau der Ganglienzelle sich zwei verschiedene Arten von Zellen beteiligen. Ganz ähnlich liegen die Verhältnisse bei den Geschlechtszellen. Sowohl die Eizellen als die Samenzellen treten in sehr vielen Fällen mit einer zweiten Art von Zellen zusammen, die hier oft dieselbe Rolle spielen wie bei den Ganglienzellen die Neurogliazellen. Diese Hilfszellen, die bei der Ausbildung der Geschlechtszellen in Tätigkeit treten, werden von den meisten Autoren als Nährzellen aufgefaßt und bezeichnet, von andern aber teilweise in ähnlichem Sinne gedeutet wie von mir die Neurogliazellen und Wachstumszellen genannt, so z. B. von SCHNEIDER, der in der Verschmelzung der Wachstumszellen mit den Geschlechtszellen eine Vermehrung der »Quantität des speicherfähigen Chondroms der letzteren« erblickt.

Was die Art der Verbindung von Geschlechtszellen und Nährzellen resp. Wachstumszellen betrifft, so dokumentiert sich hier eine ganz auffällige Übereinstimmung mit der Ganglienzelle und Neurogliazelle.

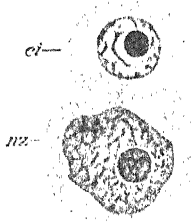
Wir haben oben gesehen, daß die Verbindung von Ganglienzelle und Neurogliazelle meist derartig eng ist, daß die Grenzen beider nicht auseinander zu halten sind, daß man in vielen Fällen nicht sagen kann, wo die Ganglienzelle anfängt und die Neurogliazelle aufhört. Genau derselbe innige Konnex besteht in vielen Fällen zwischen Geschlechtszelle und Nährzellen.

Ferner kehren alle die Modifikationen, welche die Geschlechtszellen in ihrer Vereinigung mit den Nährzellen resp. Wachstumszellen zeigen, auch bei Ganglienzelle und bei Neuroglia wieder. So schreiben z. B. KORSCHULT und HEIDER¹ über die verschiedene Form der mit dem Ei in Zusammenhang befindlichen Hilfszellen folgendes: »Die dem Ei beigegebenen Zellen können zweierlei Natur sein, was sich bis zu einem gewissen Grade schon aus ihrem Lageverhältnis zu ihm erkennen läßt. Entweder sind sie nur einseitig und weniger regelmäßig dem Ei angelagert, oder sie umgeben dasselbe von allen Seiten und gewöhnlich in recht regelmäßiger Anordnung. Im ersteren Falle handelt es sich um Nährzellen des Eies, im letzteren um die Ausbildung eines Follikels. Diese beiden Formen der Eibildung lassen

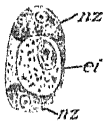
¹ KORSCHULT u. HEIDER, Vergleichende Entwicklungsgeschichte der Wirbellosen. Allgem. Teil. 1902.

allerdings insofern gewisse Übergänge erkennen, als auch den Follikelzellen die Ernährung des Eies obliegt und sie bei den primitivsten Formen der Follikelbildung keine allzu regelmäßige Lagerung zeigen. Ebenso zeigen die mit der Samenzelle in Verbindung tretenden Nährzellen die größte Mannigfaltigkeit, sowohl was die Zahl, als die Form und die Lagerung betrifft.

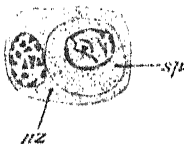
Was zunächst den ersten der beiden von KORSCHNITZ und HEIDER unterschiedenen Fälle anbelangt, so tritt mit den Geschlechtszellen entweder nur eine Hilfszelle, die bald größer bald kleiner als die erstere ist (vgl. die Textfig. 17 und 19) zusammen, oder es stehen zwei oder mehr Hilfszellen mit je einer Geschlechtszelle in Konnex (vgl. Textfig. 18), in einem dritten Falle dagegen ist nur eine einzige Nährzelle vorhanden und die Zahl der mit dieser verbundenen Geschlechts-



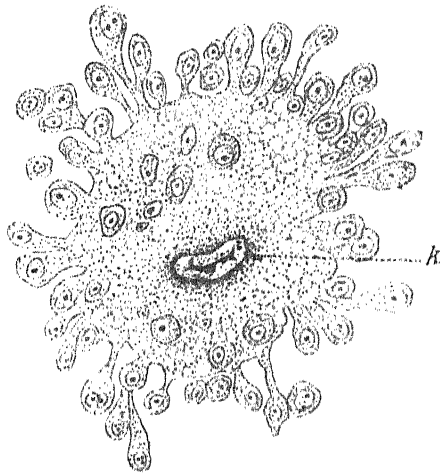
Textfig. 17.



Textfig. 18.



Textfig. 19.



Textfig. 20.

Fig. 17—20. Geschlechtszellen mit Nährzellen (aus KORSCHNITZ und HEIDER, Vergleichende Entwicklungsgeschichte). — Fig. 17. Oocyt mit Nährzelle aus der Leibeshöhle von *Ophryotrocha puerilis*. ei, Oocyt; nz, Nährzelle. — Fig. 18. Oocyt (jung) mit Nährzellen (nz) von *Myosotoma* (nach WHEELER). — Fig. 19. Junge Spermatocyste von *Hydrophilus piceus* (nach DE BRUYNE). sp, Spermatogonie; nz, Nährzelle. — Fig. 20. VERNONSCHE Zelle mit Spermatogonien von *Bombix mori* (nach ТОХАНА). k, Kern der VERNONSCHE Zelle.

zellen ist eine sehr große, z. B. bei der VERNONSCHE Zelle, die sehr viele Spermatogonien ernährt (vgl. Textfig. 20). Alle diese Variationen treffen wir auch bei der Ganglienzelle und Neurogliazelle. Fig. 15, Taf. I zeigt uns aus einem Ganglion von *Pleurobranchaea*, d. h. eines Gastropoden, eine Ganglienzelle, welche von einer sehr

großen Neurogliazelle umfaßt wird, in manchen Fällen sind es einige wenige, meist aber eine Menge sehr verschieden großer und verschieden gebauter Neurogliazellen, welche die Ganglienzellen einhüllen (vgl. Fig. 16, 17 auf Taf. I und Photographie 22). Schließlich begegnen wir auch Fällen, in denen, ähnlich wie wir dies von der VERNONschen Zelle bezüglich der Spermatogonien wissen, eine einzige sehr große Neurogliazelle eine ganze Anzahl von Ganglienzellen umschließt. Dies gilt z. B. von den Hirudineen. Hier kommen, wie ich dies früher¹ ausgeführt habe (vgl. auch oben S. 38), in dem Ganglion stets nur eine sehr geringe Zahl von Neurogliazellen (n_x in der Textfig. 13 auf S. 39) vor, welche aber sehr groß sind und sich je mit sehr vielen Ganglienzellen (g_x) in Verbindung setzen, deren Protoplasmaleib sie ähnlich eng umschließen², wie die VERNONsche Zelle die Spermatogonien. Auch hier geht die Neurogliazelle kontinuierlich in das Protoplasma der Ganglienzellen über, genau wie wir dies von der VERNONschen und den Spermatogonien wissen.

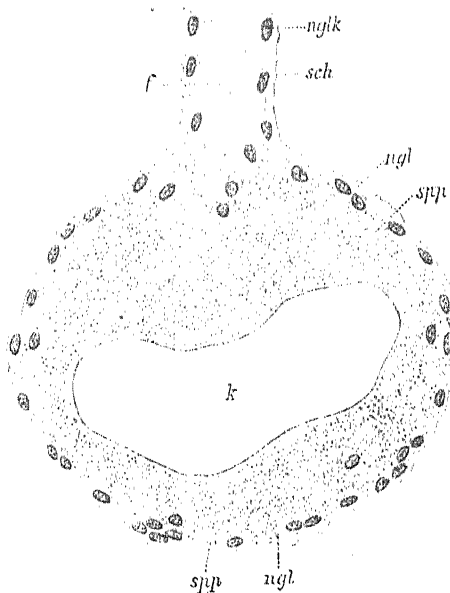
In dem zweiten Falle, den KORSCHOLT unterscheidet, umschließen die Nährzellen resp. Wachstumszellen die Eizelle follikelartig. In ganz derselben Form treten oft auch die Neurogliazellen auf, sowohl bei den Wirbellosen (Textfig. 21) als besonders bei den Wirbeltieren. Hier wird die Übereinstimmung zwischen Ganglienzelle und Neurogliazelle einerseits und Eizelle und Nährzelle resp. Wachstumszelle andererseits namentlich frappant.

Von den Eiern wird angegeben, daß die Follikelzellen oft ohne scharfe Grenze in sie übergehen, ferner, daß die Follikelzellen nicht selten in das Innere des Eies eintreten, oft bis dicht an den Kern desselben, so besonders als Testazellen bei den Ascidien (Textfig. 22), aber auch bei andern Tieren (Textfig. 23), schließlich, daß die Follikelzellen nach außen und nach innen, in letzterem Falle als Chorion eine Haut absondern.

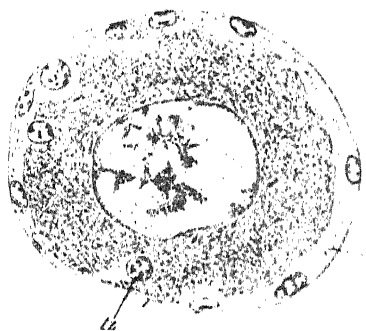
Alles dies gilt auch für die Ganglienzellen, besonders der Wirbeltiere. Ich habe in den Fig. 7—12, Taf. I, sechs Ganglienzellen sowie das zugehörige von den Neurogliazellen gebildete Follikelepithel aus dem Spinalganglion eines jungen Hundes abgebildet. In Fig. 7 sehen wir die Follikelzellen, welche nicht getrennt voneinander sind, sondern als einheitliches vielkerniges Syncytium erscheinen (genau wie in dem Ei der Textfig. 22), mit ihrem Protoplasma so allmählich in das

¹ E. ROLHE, Histologische Untersuchungen über das Nervensystem der Hirudineen. Zool. Beitr. Bd. III.

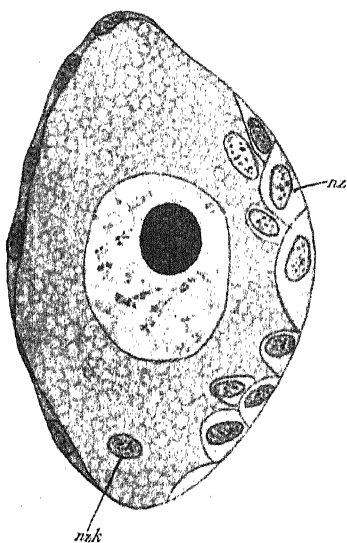
² Vgl. Ausführlicheres in meiner eben zitierten Arbeit.



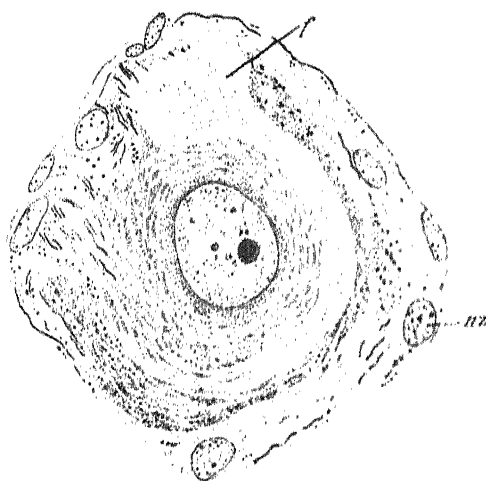
Textfig. 21.



Textfig. 22.



Textfig. 23.



Textfig. 24.

Fig. 21—24. Syncytiale Entstehung von Ganglienzelle und Eizelle. — Fig. 21. *Pleurobranchus*. Ganglienzelle. Aus ROHDE, Ganglienzelle und Neuroglia. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XLII. f, Fortsatz der Ganglienzelle; k, Kern der Ganglienzelle; ngl, Neuroglia; nglk, Neurogliekern; spp, grobes Spongoplasma der Ganglienzelle; sch, Scheide der Ganglienzelle. — Fig. 22. Junges Ei von *Distaplia occidentalis*. f, Follikel epithel. tz, Testazelle (nach BANCROFT). — Fig. 23. Eierstocksei von *Hellis pomatia*. nz, Nährzelle; nzk, Nährzellkern (nach P. ONST). — Fig. 24. Ganglienzelle von *Astacus fluviatilis*. Aus SCHNEIDER, Vergleichende Histologie. f, Fortsatz der Ganglienzelle; nz, Neurogliazelle.

Cytoplasma der Ganglienzelle übergehen, daß eine Grenze zwischen beiden zu ziehen absolut unmöglich ist. Die Follikelzellen haben nach außen eine Membran abgesondert, so daß Ganglienzelle und Follikelzellen als eine einheitliche Bildung erscheinen, ähnlich wie Eizelle und Follikelzellen in der Textfig. 22. In der Fig. 8 (Taf. I) sehen wir das Syncytium des Follikels im weitaus größten Teil der Peripherie der Ganglienzelle ebenfalls noch unterschiedslos in das Protoplasma der letzteren sich fortsetzen, auf eine kurze Strecke (links unten) hat sich aber zwischen Follikelzelle und Ganglienzelle eine Grenzhaut gebildet, entsprechend dem Chorion des Eies. In Fig. 9 ist die Grenzhaut noch weiter entwickelt und in Fig. 10 fast vollständig geschlossen, das Ganglienzellprotoplasma ist in der letzteren fast durchweg vom Follikelepithel gesondert. Dasselbe gilt von der Ganglienzelle in Fig. 11. Die Neurogliazellen hatten in der Fig. 10 teilweise, in der Fig. 11 vollständig ihre follikelartige Anordnung verloren und bildeten um die Ganglienzelle herum nur noch ein regelloses Syncytium, ähnlich dem ersten von KORSCHULT und HEIDER für die Geschlechtszellen unterschiedenem Falle.

Die Fig. 7—11 (Taf. I) stellen zweifelsohne verschiedene physiologische Zustände der Ganglienzelle dar, aus denen deutlich hervorgeht, daß die Neurogliazellen nicht bloß eine Stützsubstanz im Nervensystem abgeben, sondern mit der Ganglienzelle in viel engerer Beziehung stehen. Dafür spricht auch die Tatsache, daß die Neurogliakerne des Follikelepithels wieder oft direkt im Protoplasma der Ganglienzelle liegen, wie dies besonders die Fig. 9, Taf. I, zeigt. Die Fig. 7—11 stellen ältere schollenhaltige Ganglienzellen dar. Fig. 12 ist dagegen eine noch junge Spinalganglienzelle des Hundes. Auch hier erscheinen die Neurogliazellen follikelartig, im engsten Konnex mit dem Ganglienzelleib und nach außen von einer allerdings nur zarten Membran umhüllt. Ein gleiches gilt von der Fig. 14, Taf. I, welche eine Spinalganglienzelle der jungen Katze wiedergibt. Auch im Sympathicus liegen die Neurogliakerne oft direkt im Ganglienzellkörper, wie dies Fig. 13 vom Pferde demonstriert.

Ganz ähnlich follikelartig wie bei den Wirbeltieren treten auch bei den Wirbellosen die Neurogliazellen öfter auf, so z. B. in der Textfig. 21, die einem Ganglion von *Pleurobranchus* entnommen ist. Auch hier erscheinen Ganglienzelle und Neurogliazellen infolge der dicken Außenmembran des Follikelepithels als einheitliches Ganzes, auch hier treten die Neurogliazellen resp. Neurogliakerne tief in den Ganglienzelleib hinein. Eine Andeutung von follikelartiger Lagerung

der Neurogliazellen treffen wir auch in der Textfig. 24, die eine Crustaceen-Ganglienzelle darstellt, dem Lehrbuch von SCHNEIDER¹ entnommen und, wie ich aus meinen eignen diesbezüglichen Untersuchungen weiß, sehr naturgetreu ist. In sehr vielen Fällen erscheinen aber die Neurogliazellen bei den Crustaceen nicht follikelartig angeordnet, sondern als ganz regelloses Syncytium, das sich zwischen den Ganglienzellen ausbreitet und mit diesen im engsten organischen Zusammenhang steht, wie dies die Photographie 19 und die Textfig. 9 (S. 37) lehren (vgl. oben).

Fig. 6, Taf. I, ist eine Ganglienzelle von *Helix* nach Osmiumsäure und Pikrokarmminbehandlung. Auch hier treffen wir die Neurogliakerne (*nglk*) teilweise tief im Innern der Ganglienzelle, ganz ähnlich wie in den Eizellen (vgl. Textfig. 22—23).

Bezüglich der Eizellen ist beobachtet worden, daß die in ihrem Innern liegenden Kerne der Nährzellen sich noch teilen können. Dies scheint mir doch sehr gegen die von einigen Autoren vertretene Auffassung, daß hier einfach eine Phagoeytose vorliege, und stark zu gunsten der Ansicht zu sprechen, daß die Eizelle in diesem Falle sich aus zwei verschiedenen Zellarten aufbaut, ähnlich wie ich es auch von den Ganglienzellen annehme.

Das beweisen auch besonders die Befunde SCHNEIDERS¹ bei *Synapta*. Hier (vgl. Textfig. 57—60, S. 82) entsteht das Ei, das SCHNEIDER als Mutterei bezeichnet, deutlich aus einer Verschmelzung eines »Ureisc« mit »Wachstumszellen«, wobei die Wachstumszellen derartig in dem Urei aufgehen, daß in dem Mutterei auch nicht eine Spur seiner syncytialen Entstehung mehr zu erkennen ist. Eine ähnliche Auffassung ist auch für die Eier anderer Tiere geäußert worden. So entsteht nach DOFLEIN² bei Tubularien das Ei durch Vereinigung einer Anzahl von Keimzellen ebenfalls in der Form eines Syncytiums. Auch LABBÉ³ betrachtet das Ei als ein durch Vereinigung mehrerer Oocyten entstandenes Plasmodium. Schließlich haben auch die entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen EISIGS⁴ über die Capitelliden dasselbe ergeben, nach denen die Eier ganz ähnlich entstehen, wie die Spinalganglienzellen nach GOETTE (vgl. oben S. 22 das Zitat und unten

¹ SCHNEIDER, Vergleichende Histologie der Tiere.

² DOFLEIN, Die Eibildung bei *Tubularia*. Diese Zeitschr. LXII. Bd. 1896.

³ LABBÉ, La formation de l'œuf dans les genres *Myriothela* et *Tubularia*. Arch. de Zool. Exp. et Gén. 1899.

⁴ EISIG, Fauna und Flora von Neapel. XVI.

S. 81—83). Auf alle diese Verhältnisse komme ich später noch ausführlicher zurück.

Zum Schluß will ich hier noch darauf hinweisen, daß sowohl Ganglienzellen und Neurogliazellen als Geschlechtszellen und Hilfszellen genetisch eng zusammengehören. Jene entstehen, wie wir von den Wirbeltieren wissen, beide aus dem Epithel des Zentralkanals. Von den Geschlechtszellen und ihren Hilfszellen wird aber in der Neuzeit übereinstimmend betont, daß sie Schwesterzellen darstellen.

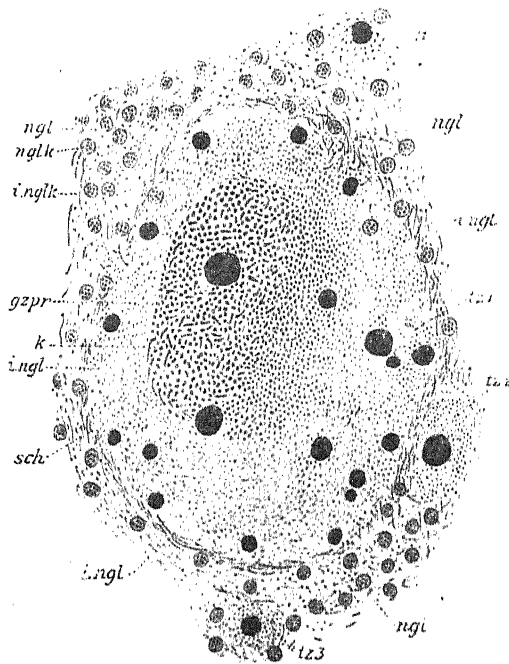
2. Zerfall und Neuentstehung von Zellen.

Ich habe früher¹ schon kurz über eigenartige Vorgänge berichtet, durch welche gewissermaßen eine Verjüngung von Ganglienzellen eintritt, bei der ebenfalls die Neuroglia eine große Rolle spielt. Ich will heute an der Hand ausführlicher Zeichnungen und entsprechender Photographien eingehend über dieselben berichten, da sie geeignet sind ein Licht auf den oben geschilderten merkwürdigen Zusammenhang der Ganglienzellen mit der Neuroglia, wie überhaupt auf das Wesen der Zelle zu werfen.

Besonders in den Ganglien der Gastropoden trifft man sehr regelmäßig neben den kleinen und mittelgroßen Ganglienzellen solche von ganz kolossaler Dimension, welche die Durchschnittsgröße der Ganglienzellen um ein vielfaches übertreffen. Photographie 23 zeigt uns links eine solche Kolossalzelle (*gx*), welche im Umfange etwa dem Gesamtumfange aller übrigen auf dem Schnitt enthaltenen Ganglienzellen gleichkommt und einen enormen Kern (*k*) besitzt, der weitaus den größten Teil der Zelle ausmacht. Anderseits begegnet man oft sehr kleinen Ganglienzellen, welche durch die starke Färbbarkeit ihrer Kerne gegenüber den andern Ganglienzellen sich scharf abheben und entweder vereinzelt auftreten oder, was das Häufigere ist, zu vielen in einem Paket zusammenliegen und in ihrer Gesamtheit etwa dem Umfange einer der eben erwähnten Riesenzellen gleichkommen. Photographie 23 zeigt uns den ersteren Fall, d. h. zwei isoliert neben der Riesenzelle vorkommende dunkelkernige kleine Zellen (*tx*), Photographie 24 dagegen den zweiten Fall, d. h. einen Haufen von solchen (*tx*), rings umgeben von normalen Ganglienzellen. Ich konnte mir diese dunkelkernigen kleinen Zellen lange nicht erklären, bis ich erkannte, daß sie durch einen eigenartigen Teilungsprozeß aus den Riesenzellen hervorgehen und zwar in doppelter Weise.

¹ E. RÖHDE, Ganglienzellkern und Neuroglia. Arch. f. mikr. Anat. 1896.

Den einen Fall habe ich in früheren Arbeiten schon berührt und auch im ersten Teil dieser Zelluntersuchungen bereits kurz berücksichtigt. Trotzdem will ich ihn noch einmal schildern, weil er nach verschiedenen Richtungen für die Aufgabe, die ich mir in dieser Abhandlung gestellt habe, von Wichtigkeit ist und später noch wiederholt verwertet werden soll. Wie die Photographien der letzten Tafel des ersten Teils dieser Zelluntersuchungen und die entsprechende



Textfig. 25.

Doris. Ganglienzelle. *gzpr*, Ganglienzellprotoplasma; *k*, Kern der Ganglienzelle; *ingl*, intracelluläre Neuroglia; *ngl*, Neuroglia; *nglk*, Neurogliakern; *sch*, Scheidenbildung der Ganglienzelle; *n*, freier Nucleolus in der Neuroglia; *tx1*—*tx3*, Tochterzellen. Aus

Rohde, Ganglienzellkern und Neuroglia. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XLVII. 1896.

kombiniert ist, veranschaulichen, treten bei *Doris* aus dem Kern der Riesenganglienzelle nucleolasartige intensiv sich färbende Kugeln von verschiedener Größe und homogenem Aussehen erst in den Zelleib über und schließlich aus diesem heraus, während gleichzeitig um sie ein Teil des Protoplasmas der Riesenzelle zur Abschnürung kommt, so daß die Nucleolen zum Mittelpunkt einer jungen Zelle, d. h. zum Kern einer Tochterzelle werden. Es spielen sich also hier sehr ähnliche Vorgänge wie bei der Sporenbildung von *Thalassicola* ab¹. Die Textfigur 25 zeigt uns

bei *tx2* und *tx3* zwei solcher Tochterzellen, *tx2*, welche der Riesenzelle näher liegt, ist die jüngere Knospe. Bei *tx1* (oberhalb von *tx2*) sehen wir die den ganz wandständigen Nucleolus einhüllende helle Randpartie der Riesenzelle sich schon etwas buckelförmig nach außen

¹ Vgl. R. HERTWIG, Der Organismus der Radiolarien. Jena 1879, ferner BRANDT, Neue Radiolarienstudien. Mitt. Ver. Schlesw.-Holst. Ärzte 1890.

wölben. Offenbar liegt hier das Anfangsstadium einer Knospenbildung vor. Wie ich schon oben ausgeführt habe (vgl. Textfig. 6 auf S. 34 und Photogr. 11), ist in gewissen Zellen von *Doris* die intracelluläre Neuroglia sehr entwickelt, sie bildet oft eine zusammenhängende mehr oder weniger breite Randzone, welche sich durch helleres Aussehen von dem zentralen Ganglienzellprotoplasma abhebt. Dies gilt auch von der eben berücksichtigten Ganglienzelle Textfigur 25 (vgl. auch die zugehörigen Photographien auf der letzten Tafel des ersten Teils dieser Zelluntersuchungen, auf denen die helle Randzone stellenweise ebenfalls deutlich hervortritt). Teile dieser Randzone sind es nun, welche sich als Tochterzellen abschnüren. Der Zelleib der letzteren besteht also anfangs nur aus einem neurogliaartigen Gewebe.

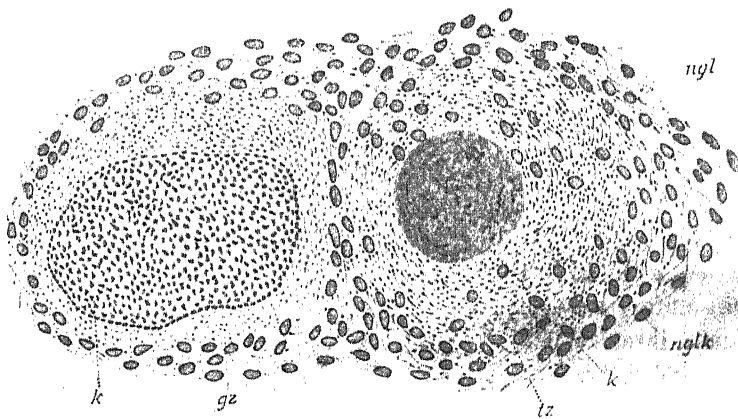
In manchen Fällen wandern die Nucleolen auch selbständig aus der Riesenzelle, d. h. ohne daß sich ein Teil des Protoplasmas der letzteren mit ablöst, und treten dann in der Neuroglia als freie Kerne auf, wie z. B. bei *n* in der Textfig. 25.

Ähnlich wie bei dieser *Doris*-Zelle sehen wir auch in der als Photographie 23 wiedergegebenen Pleurobranchuszelle oben links und rechts von der Riesenzelle zwei kleine Zellen (*tz*) liegen, die sich sowohl durch die dunkle Färbung ihrer Kerne wie durch das helle Aussehen ihres Zelleibes von den die rechte Seite der Photographie einnehmenden kleinen Ganglienzellen scharf unterscheiden. Wahrscheinlich haben wir es hier auch mit jungen Tochterzellen zu tun. Die Textfigur 26 (S. 50) gibt die rechte dieser beiden dunkelkernigen Zellen (*tz*) der Photographie 23 nebst der (unten) benachbarten Ganglienzelle aus einem folgenden Schnitt wieder. Wir sehen den Zelleib der dunkelkernigen Zelle (*tz*) aus einem Gewebe zusammengesetzt, das in seiner Struktur der die Ganglienzelle (*gx*) einhüllenden Neuroglia sehr nahe kommt und gleich dieser von kleinen Kernen durchsetzt wird. Die letzteren stoßen teilweise direkt an den dunkeln Kern, was auch die Photographie 23, unter der Lupe betrachtet, deutlich erkennen läßt.

In dem oben für *Doris* beschriebenen Falle (Textfig. 25, S. 48) bleibt die Riesenganglienzelle, welche die dunkelkernigen kleinen Tochterzellen aus sich hervorgehen läßt, unverändert erhalten, wenigstens soweit ich es verfolgt habe. In andern Fällen geht sie aber bei der Erzeugung von Tochterzellen vollständig zugrunde. In meiner diesbezüglichen ersten Mitteilung schrieb ich hierüber¹:

¹ E. RÖHDE, Ganglienzellkern und Neuroglia. I. c.

»Eine zweite ebenfalls sehr eigentümliche Art der Zellvermehrung beobachtete ich bei einer Anzahl großer, teilweise wieder Riesen-dimensionen aufweisender Ganglienzellen von *Pleurobranchus*. Auch bei ihnen treten durchaus homogene und äußerst stark sich tingierende Kügelchen vom Kern in den Zelleib über und werden zu Kernen von Tochterzellen, die Art und Weise aber, wie sowohl die Tochterkerne als die Tochterzellen entstehen, ist eine wesentlich andre als beim ersten Modus. Während nämlich bei diesem der große Mutterkern unverändert blieb, gewinnt er hier ein gänzlich andres Aussehen, insofern nämlich sein Chromatingerüst sehr eng wird und



Textfig. 26.

Zwei Ganglienzellen von *Pleurobranchus*. *gz*, fertige Ganglienzelle; *k*, Kern derselben; *t*, in Entwicklung begriffene Ganglienzelle; *k'*, Kern derselben (Tochterzelle einer Riesenganglienzelle); *ngl*, Neuroglia; *nglk*, Neurogliekern. Aus ROHDE, Ganglienzellen und Neuroglia. Arch. f. mikr. Anat. 1896.

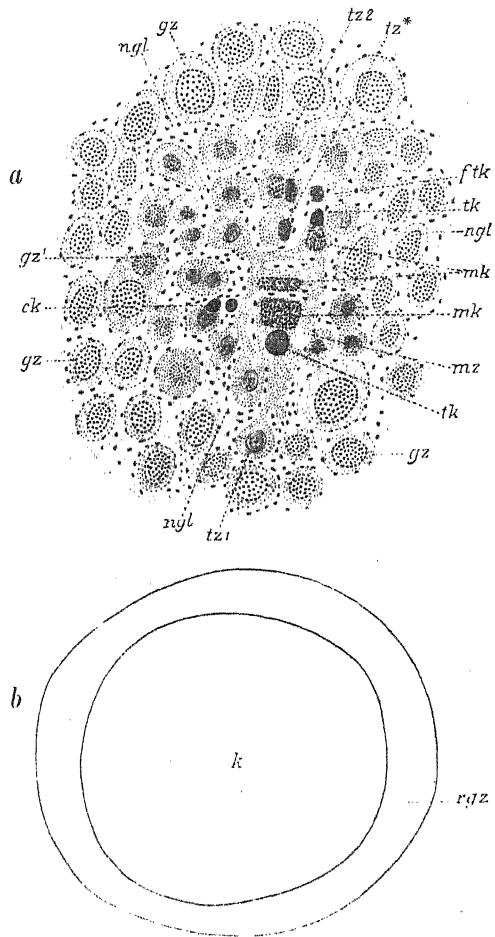
Bd. XLVII.

gleichzeitig ein sehr starkes Tinktionsvermögen gewinnt, so daß die betreffenden Zellen dem Beobachter sofort in die Augen fallen. Von dem derartig modifizierten Kern scheitern sich nun seitlich knospenartig die beschriebenen kugligen homogenen Tochterkerne ab, während gleichzeitig als zweites wesentliches Charakteristikum dieser Zellteilung die Neuroglia allenthalben in den Zelleib eindringt und um die Tochterkerne herum bald größere, bald kleinere Stücke als junge Tochterzellen abseht. Je älter die Tochterzellen werden, desto deutlicher tritt ein Kerngerüst hervor, das sich immer mehr lockert und gleichzeitig an Intensität der Färbung abnimmt, bis es schließlich dasselbe Aussehen wie in den ruhenden Kernen der fertigen Ganglienzellen zeigt. Öfter schnüren sich von dem homogenen Kern der Tochterzellen nach ihrer Ablösung vom Mutterleibe Einzelknospen

ab, welche noch stärker färbbar als die Tochterkerne sind. Je mehr Tochterkerne sich vom Mutterkern ablösen, desto kleiner wird der letztere, welcher übrigens manchmal durch Fragmentierung in größere Teilstücke von gleichem Aussehen wie der Mutterkern zerfällt, die dann jedes für sich homogene kuglige Tochterkerne entwickeln. Während also bei dem ersten, besonders an den Ganglienzellen von *Doris* erläuterten, Zellenvermehrungsmodus der große Mutterkern, soweit ich es verfolgen konnte, erhalten bleibt, geht er bei diesem zweiten vollständig in der Erzeugung von Tochterknospen auf. Häufig tritt eine derartige Wucherung der intracellulären Neuroglia ein, daß diese einen großen Teil des Mutterzelleibes zerstört und weite Strecken des Mutterkernes direkt umhüllt. «

Die Photographien 25 und 26, sowie die Textfigur 27 *a* geben eine solche zerfallende Riesenganglienzelle wieder, letztere in einer Kombination aus zwei Schnitten. Der Mutterkern (*mk*) der Riesenzelle, der viel dunkler

als die Kerne der an der äußeren Peripherie des Bildes liegenden kleinen Ganglienzellen erscheint, aber noch deutlich ein Kerngerüst



Textfig. 27 *a* und *b*.

Fig. 27 *a*. *Pleurobranchus*. Zerfall einer Riesenganglienzelle und Neubildung von Ganglienzellen. — Fig. 27 *b*. *Pleurobranchus*. Umrisse einer Riesenganglienzelle (*r/gz*) bei derselben Vergrößerung. *k*, Kern derselben. Vgl. Photographie 23. Aus RÖNDE, Ganglienzellkern und Neuroglia. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XLVII. 1896. *gz*, kleine, die zerfallende Riesenganglienzelle rings umgebende normale Ganglienzellen; *mk*, zerfallender Kern der Riesenganglienzelle; *mz*, Zelleib der Riesenganglienzelle; *ng1*, Neuroglia; *tk*, Tochterkerne; *ftk*, frei in der Neuroglia liegender Tochterkern; *tz1*, *tz2*, *tz**, Tochterzellen.

unterscheiden läßt, ist in der Textfig. 27 a in drei Stücke (*mk*) zerfallen, von dem unteren wie von dem oberen löst sich je ein homogener tiefschwarzer Nucleolus (*lk*) ab, der dem oberen Sternstück noch kappenartig aufsitzt, während er sich von dem unteren Kernstück schon abgelöst hat. Der den dreiteiligen Mutterkern umhüllende Protoplasmaleib der Riesenzelle ist stark von der Neuroglia zerklüftet, die durch ihren Kernreichtum überall hervorsticht. Ein Teil der Tochterzellen (*tz* 1) steht mit der Mutterzelle, besonders auf ihrer linken Seite, noch durch einen Stiel in Verbindung, der größte Teil der Tochterzellen hat sich aber schon abgeschnürt und umgibt kranzförmig in größerer oder geringerer Entfernung den Mutterzellkörper. Alle diese Tochterzellen unterscheiden sich sowohl durch die Färbbarkeit als auch das Gefüge ihres Kerns wie ihres Zelleibes von den ganz peripher im Bilde gelegenen fertigen Ganglienzellen (*gz*), je weiter sie von der Mutterzelle entfernt sind, desto ähnlicher werden sie im allgemeinen den letzteren. Auf die Veränderungen, die der Kern dieser heranwachsenden Tochterzellen durchmacht, komme ich gleich noch ausführlicher zurück. Manche der Tochterzellen enthalten deutlich zwei Kerne und zwar auf verschiedenen Stadien der Entwicklung, wie ihr sehr verschiedenes Aussehen beweist. In der Ganglienzelle (*gz*¹) (links im Bilde) ist der eine große Kern schon genau so gebaut, wie die Kerne der nach außen gelegenen fertigen Ganglienzellen, der kleine Kern zeigt dagegen noch ganz das typische Aussehen der heranwachsenden Tochterzellen. Dicht rechts daneben liegt eine kleinere Tochterzelle mit ebenfalls zwei Kernen, die aber beide den gleichen die Tochterzellen auszeichnenden Bau haben. Direkt unter dieser zweikernigen Tochterzelle liegt eine noch kleinere Tochterzelle, deren dunklem Kern ein noch dunkleres fast homogenes nucleolusartiges Stück (*ek*), ähnlich wie wir sie oben schon kennen gelernt haben, direkt ansitzt, offenbar im Begriff sich ganz loszulösen. Rechts dicht daneben liegt ein freier Nucleolus direkt in der Neuroglia, der sich zweifelsohne in ähnlicher Weise von einem Tochterkern losgetrennt hat. Ein zweiter solcher freier Nucleolus findet sich in der Neuroglia bei *ftk* oberhalb der zerfallenden Riesenzelle. Solche direkt der Neuroglia eingelagerte von der Mutterzelle resp. dem Mutterkern losgelöste Nucleolen haben wir schon bei der oben beschriebenen Riesenzelle von *Doris* kennen gelernt (vgl. *n* in der Textfig. 25, S. 48). Links neben dem zuletzt erwähnten Nucleolus (*ftk*) finden sich zwei Tochterzellen, die ebenfalls durch ihre Kerne interessant sind. Die eine enthält neben einem typisch

gebauten Tochterkern einen zweiten, der ähnlich schwarz wie die Nucleolen aussieht, aber im Gegensatz zu diesen schon deutlich ein Kerngerüst unterscheiden läßt. In der Tochterzelle darunter liegt der gleichfalls sehr dunkle Kern ganz peripher, so daß er einseitig direkt von der Neuroglia umgeben wird. Auch im Innern der großen Riesenzelle stößt der in Stücke zerfallene große Mutterkern *mk* an verschiedenen Stellen unmittelbar an die intracelluläre Neuroglia.

Nach dieser ausführlichen Beschreibung der Textfig. 27 werden uns jetzt auch die entsprechenden Photographien 25 und 26 verständlich werden. In diesen Photographien ist das Protoplasma der Riesenzellen (*mx*) derartig von der Neuroglia zerfressen worden, daß sich nur schwache Reste desselben in der Umgebung des Kernes, besonders auf der rechten unteren Seite, erhalten haben. Die Stücke des zerfallenen Mutterkernes (*mk*) sind deutlich zu unterscheiden, ebenso die beiden großen dunklen nucleolusartigen Bildungen (*tl*), die am unteren Teile der Riesenzelle auftreten. Denselben Schnitt kombiniert mit dem folgenden stellt die Fig. 1 der Taf. II, dar. Aufmerksam sei auch in dieser Figur auf die vielen kleinen dunklen intracellulären Neurogliakerne (*nglk*) gemacht, die zum Teil, wie schon oben betont, direkt an die Zerfallstücke (*mk*) des Kernes der Riesenzelle stoßen.

In der Photographie 25 stechen ebenso wie in der eben beschriebenen Textfig. 27 *a* die von der Riesenzelle losgelösten Tochterzellen (*tx*) besonders durch die dunkle Färbung ihres Kernes hervor und unterscheiden sich dadurch scharf von den sie außen rings umschließenden fertigen Ganglienzellen (*gx*), die in der Photographie zum Teil nicht scharf eingestellt waren. Einen benachbarten Schnitt derselben Zelle, aber bei stärkerer Vergrößerung, gibt die Photographie 26 wieder. Auch hier unterscheiden wir deutlich den noch mit deutlicher Struktur versehenen zerfallenen Mutterkern (*mk*) der Riesenzelle und die nucleolenartigen Stücke (*tl*), sowie die dunkelkernigen Tochterzellen (*tx*), welche sich auf verschiedenen Stufen der Abschnürung befinden, teilweise schon in ziemlich weiter Entfernung von der Riesenzelle liegen und sich wesentlich unterscheiden von den beiden großen Ganglienzellen (*gx*¹), die am linken Rande der Photographie noch sichtbar werden und sich vorzüglich konserviert zeigen.

Geht der Zerfall der Riesenzelle in der angegebenen Weise dann noch weiter, so bleibt schließlich von ihr nur noch ein Haufen von kleinen dunkelkernigen Zellen (*tx*) übrig, wie ihn die Photographie 24

zeigt. Ich habe öfter Ansammlungen von derartigen kleinen Zellen gefunden, ohne daß ich einen Rest der Mutterzelle gleichzeitig noch nachweisen konnte. Zweifelsohne sind sie aber alle in der gleichen Weise entstanden.

Ich will auf diese dunkelkernigen Zellen noch etwas näher eingehen, da sie allgemein sehr interessant sind. Fig. 2 und 3 auf Taf. II stellen eine Anzahl derselben aus einem Schnitte dar. In der Fig. 2 sehen wir links oben zwei große Zellen (*a* und *b*), deren Kerne sehr dunkel und noch fast homogen sind, stark durchsetzt von den kleinen Neurogliakernen (*nglk*), von denen einige bis dicht an den homogenen großen Kern herantreten, und links unten zwei kleinere gleich dunkelkernige Ganglienzellen (*c* und *d*) dicht nebeneinander liegen und teilweise noch in engem Zusammenhang. Sie sind wahrscheinlich aus einer Zelle durch Teilung hervorgegangen. Ein weiter zurückliegendes Stadium dieser Zweiteilung stellt offenbar die doppelkernige Zelle dar, die wir in der Textfig. 27 dicht oberhalb von *lx** getroffen haben. Das Anfangsstadium wird wohl durch die Zelle *e* der Fig. 2, Taf. II, repräsentiert, von deren dunklem fast homogenen Kern sich eine noch dunklere Knospe, eine Enkelknospe (vgl. oben) abschnürt, ähnlich wie wir es bei verschiedenen Tochterzellen der Riesenzelle der Textfig. 27 getroffen haben. Solche Enkelknospen, resp. Enkelzellen, welche sich aber schon von der Tochterzelle ganz losgelöst haben, stellen offenbar die kleinen Zellen *f* und *g* in der Fig. 2, Taf. II, dar. Neben diesen Zellen mit mehr oder weniger homogenem Kern treffen wir in der Fig. 2, Taf. II, eine Anzahl Ganglienzellen, deren Kerne eine deutliche Granulierung und zwar in sehr verschiedenem Maße zeigen. Bei *k* (rechts unten) sehen wir in der kleinen Zelle, welche mit der hellkernigen, fertigen Ganglienzelle *gx* noch zusammenzuhängen scheint und jedenfalls von dieser auch eine Knospe darstellt, den Kern zwar noch sehr dunkel, aber schon deutlich gekörnt. In den beiden darüber gelegenen großen Zellen *m* und *n* sind die Kerne schon heller und ihre Granula lockerer gefügt, in beiden in verschiedenem Grade. Über diesen befindet sich schließlich ein Kern *l*, der bezüglich der Färbung und des Gefüges der Granula die Mitte hält zwischen dem Kern der Zelle *k* und den beiden Zellen *m* und *n*. Der Protoplasmabelag um diesen Kern *l* erscheint nur sehr undeutlich, und ist in seiner Struktur und Färbung kaum von der Neuroglia zu unterscheiden.

Wir haben also bei den eben geschilderten aus einer Riesenzelle hervorgehenden kleinen Zellen gesehen, daß sie in den ersten Stadien

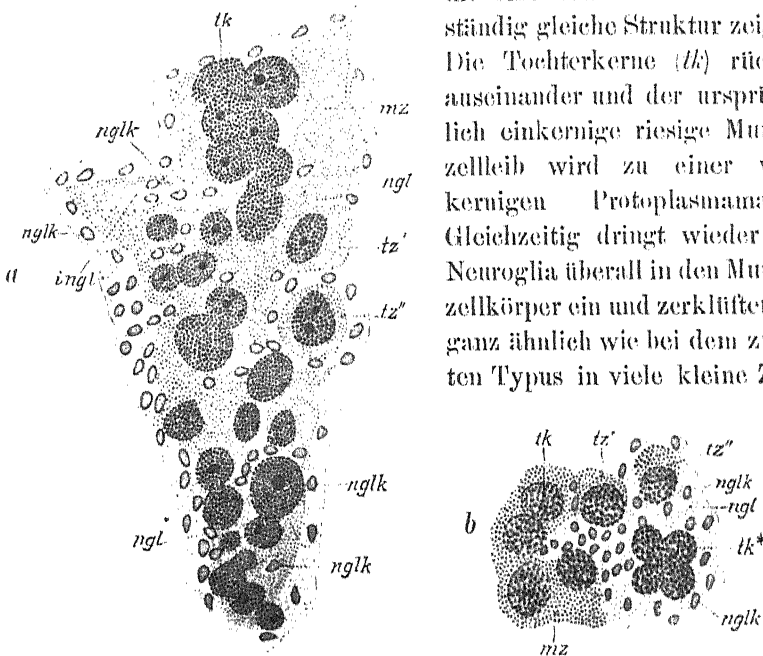
fast homogene und sehr dunkle Kerne enthalten; je älter sie werden, desto heller und gleichzeitig deutlich körniger werden ihre Kerne, bis dieselben schließlich das helle Aussehen und das weite Gefüge erreichen, das die Kerne der fertigen Ganglienzellen charakterisiert, von denen in Fig. 2, Taf. II, eine rechts unten (*gx*) abgebildet ist. Diese allnähliche Entwicklung der Kerne soll durch die Fig. 4 *A—E* (Taf. II) erläutert werden. Je größer die hier gezeichneten Kerne sind, d. h. je älter sie sind, desto heller und lockerer gekörnt erscheinen sie. Wir erkennen deutlich, daß das dunkle Aussehen der jüngeren Kerne (*B*) nicht nur durch stärkere Färbbarkeit der Körnchen, d. h. der Nucleinkörper, sondern auch der Zwischensubstanz bedingt wird, und wir dürfen annehmen, daß auch in den jüngsten Kernen (*A*), welche scheinbar homogen sind, die Nucleinkörper schon vorhanden und lediglich darum nicht zu erkennen sind, weil sie einerseits sehr dicht gelagert sind, anderseits der Zwischensubstanz in der Färbung und dem Lichtbrechungsvermögen nahe kommen.

In Fig. 3, Taf. II, sind die dunkelkernigen kleinen Zellen, welche neben den beiden großen fertigen hellkernigen Ganglienzellen auftreten, durchschnittlich viel kleiner wie in der Fig. 2, sie enthalten teilweise mehrere (zwei bis drei) Kerne, die mehr oder weniger dicht beieinander liegen, zum Teil noch direkt zusammenhängen und offenbar durch Teilung aus je einem Tochterkern hervorgegangen sind, also wieder Enkelknospen vorstellen. Auch ist der Ganglienzellleib um die kleinen dunklen Kerne in mehreren Fällen noch sehr schwach entwickelt. Die Zellen der Fig. 3 befinden sich offenbar auf einem jüngeren Entwicklungsstadium als in der Fig. 2. Auffallend ist, daß zwei kleine Kerne in der Fig. 3 (bei *r*) verhältnismäßig schon sehr hell und locker gekörnt sind.

Außer den beiden eben beschriebenen einerseits durch die Textfig. 25 (S. 48), anderseits die Textfig. 27 (S. 51) und die Fig. 1—3, Taf. II, erläuterten Formen der Ganglienzellvermehrung tritt sehr häufig noch eine dritte auf und zwar in sehr verschiedenen Modifikationen. Über diese habe ich auch schon früher kurz berichtet und zwar an der Hand der beiden Textfig. 28*a* und 28*b*. In bezug auf diese schrieb ich damals: »Hatten wir es bei dem ersten Zellvermehrungstypus mit einer endogenen Kernvermehrung, beim zweiten mit einer Kernvermehrung durch Knospung zu tun, so handelt es sich bei einem dritten Modus, den ich bei *Pleurobranchus*, *Doris*, *Helix* und *Limax* in ziemlich übereinstimmender Weise, aber auch wieder nur bei

sehr großen Ganglienzellen beobachtete, um eine direkte Kernteilung, um eine Fragmentierung. Der Kern wird dabei genau in der für den zweiten Typus angegebenen Weise verändert, d. h. er gewinnt wieder ein sehr dichtes ungemein stark sich färbendes Kerngerüst. Es kommt aber nicht zur Knospung von homogenen Kügelchen, sondern der Kern zerfällt in eine große Anzahl Tochterkerne,

die eine dem Mutterkern vollständig gleiche Struktur zeigen. Die Tochterkerne (*tk*) rücken auseinander und der ursprünglich einkernige riesige Mutterzellleib wird zu einer vielkernigen Protoplasamasse. Gleichzeitig dringt wieder die Neuroglia überall in den Mutterzellkörper ein und zerklüftet ihn ganz ähnlich wie bei dem zweiten Typus in viele kleine Zell-



Textfig. 28 a und b.

Limax, Durch Segmentierung des Kerns eingeleiteter Zerfall einer Riesenganglienzelle und Neubildung von Ganglienzellen. *mz*, Zelleib der zerfallenden Ganglienzelle (Mutterzelle); *ngl*, Neuroglia; *nglk*, Neurogliakern; *ingl*, intracelluläre Neuroglia; *tk*, *tk**, Tochterkern; *tz'*, *tz''*, Tochterzellen. Aus Rohde, Ganglienzellkern und Neuroglia. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XLVII, 1896.

territorien in der Umgebung der Tochterkerne. Wiederholt beobachtete ich derartige multinucleare Protoplasamassen mit allen Stadien der sich peripher ablösenden Tochterzellen (*tz'* und *tz''*), bei *Limax* öfter als äußerste, d. h. dicht unter dem bindegewebigen Neurilemm gelegene Partie der Ganglienzellschicht. Die abgeschnürten Tochterzellen dokumentieren sich meist durch die Struktur und die dunkle Färbung ihres Kernes als Sprößlinge der vielkernigen Protoplasamasse, je weiter sie von letzterer entfernt sind, desto ähnlicher wird ihr Kern demjenigen der ausgebildeten (»ruhenden«) Ganglienzellen. In vielen Fällen beginnt, ähnlich wie

ich es schon für den zweiten Typus kurz angegeben habe, die in den multinuclearen Riesenganglienzellkörper vorgedrungene Neuroglia (*ngl*), welche durch das massenhafte Auftreten von (Neuroglia-)Kernen gekennzeichnet wird, stark zu wuchern und das Ganglienzellprotoplasma mehr oder weniger zu vernichten, so daß oft die Tochterkerne direkt von ihr umgeben werden. Kommt es jetzt zur Spaltung des Mutterkörpers in Tochterzellen, dann zeigen die letzteren (*tk'* und *tk''* Fig. 28 *b*) häufig das Ganglienzellprotoplasma nur einseitig am Kern erhalten und grenzen auf der andern Seite des letzteren unmittelbar an die intracelluläre Neuroglia. Später ergänzen sie den Zelleib. Denn während man in der nächsten Umgebung des vielkernigen Mutterkörpers öfter noch ziemlich unvollkommene Tochterzellen trifft, d. h. solche, deren Kern zum großen Teil von der Neuroglia umhüllt wird, breitet sich bei den weiter entfernt liegenden Tochterzellen das typische Ganglienzellprotoplasma immer weiter um den Kern aus, bis es schließlich diesen rings umschließt. Auch beim zweiten Typus umhüllt das sich mit den kugligen homogenen Tochterkernen ablösende Mutterzellprotoplasma nicht immer allseitig die ersteren, sondern sitzt ihnen bisweilen haubenartig einseitig an, so daß auch hier der Tochterkern zum Teil direkt mit der Neuroglia in Zusammenhang tritt. Schließlich finden sich beim zweiten Typus mitten unter diesen mit mehr oder weniger entwickeltem Zelleib versehenen Tochterkernen auch solche, welche eines nervösen Protoplasmabesatzes ganz entbehren und allseitig von der intracellulären Neuroglia umhüllt werden. Besonders gilt dies von den oben erwähnten von den Tochterkernen sich abschnürenden Enkelkernknospen. Ebenso traf ich beim dritten Typus größere Tochterkerne, welche rings von intracellulärer Neuroglia umgeben waren und sich in Enkelkerne zerschnürten (*tk** Fig. 28 *b*).^c

Ich will heute diesen für unsre vorliegende Aufgabe ebenfalls sehr instruktiven Zellvermehrungsmodus durch eine Anzahl ausführlicher Zeichnungen und Photographien eingehend besprechen.

Fig. 5, Taf. II, stellt die Randpartie eines Ganglions von *Limax* dar. Zu äußerst im Bilde unten sehen wir eine vielkernige Protoplasmamasse (*mx*) liegen, welche durch die dunkle Färbung sowohl des Zelleibes wie der Kerne gegenüber den nach innen zu befindlichen Ganglienzellen (*gz*) scharf absticht. Nach den Erfahrungen, die wir oben gemacht haben, dürfen wir annehmen, daß hier große Zellen vorliegen, deren Kerne in Stücke zerfallen sind. Von diesen vielkernigen Protoplasmamassen sehen wir nun ganz ähnlich, wie dies uns die Textfig. 28 *a* zeigt, sich nach innen Zellen abschnüren,

besonders deutlich bei t und t' , die mit schmalerer oder breiterer Basis noch mit dem vielkernigen Mutterzellboden zusammenhängen, in dem einen Falle (t') mit zwei Wurzeln, und teilweise noch fast dieselbe dunkle Färbung des Zelleibes und Kernes aufweisen, wie die Mutterzellen (m) selbst. Dicht über der vielkernigen dunklen Protoplasmanasse (m) sehen wir ferner kleine Zellen liegen, welche zwar schon außer jeden Zusammenhanges mit der ersteren stehen, aber durch dunkleres Aussehen und dichteres Gefüge der Nucleinkörper sich von den im Ganglion zu innerst (in der Figur zu oberst) gelegenen fertigen Ganglienzellen (g) auszeichnen. Das Protoplasma der vielkernigen Mutterzelle ist wieder durch die stark wuchernde intracelluläre Neuroglia (ngl) stark zerklüftet, an einer Stelle (oberhalb von ngl^1) derartig, daß sich nur noch einige dünne Streifen desselben zwischen der Neuroglia erhalten haben.

Fig. 6, Taf. II, und Photographie 27 stellen je einen Schnitt durch ein andres Ganglion von *Limax* dar. Während auf der rechten Seite des Bildes die Ganglienzellen ausnahmslos den typischen Bau der Gastropodenganglienzelle zeigen, wird die ganze linke Seite von einer vielkernigen Protoplasmanasse eingenommen, die durch die dunkle Färbung sowohl des Zelleibes, wie der Zellkerne von den Ganglienzellen der rechten Seite stark abweicht, wieder durch die wuchernde intracelluläre Neuroglia stark zerklüftet ist und infolgedessen ein sehr bizarres Aussehen aufweist. Wir unterscheiden hier eine obere und eine untere Hälfte, von denen die gleich zu besprechende Fig. 7, Taf. II, wahrscheinlich macht, daß sie je einer Riesenzelle entsprechen. In der oberen (linken) Hälfte sehen wir bei a (Fig. 6, Taf. II) eine kleine Ganglienzelle liegen, welche im Zelleibe schon ganz den Ganglienzellen der rechten Seite entspricht, in der dunkeln Färbung und der Struktur des Kernes aber noch stark an die zerfallenen Kerne der Riesenzellen erinnert. Hierzu kommt, daß der Kern der Ganglienzelle nicht zentral liegt, wie dies bei den fertigen Ganglienzellen der rechten Seite die Regel ist, sondern ganz exzentrisch, so daß er einseitig noch direkt an die Neuroglia stößt, eine Erscheinung, der wir schon wiederholt begegnet sind (vgl. auch Textfig. 28a und 28b). Wir haben es also in dieser Ganglienzelle offenbar wieder mit einer frei gewordenen Tochterzelle der vielkernigen Riesenzelle der linken Seite zu tun, wie wir sie auch oben (Textfig. 27, S. 51) oft getroffen haben. Dasselbe gilt in Fig. 6 (Taf. II) von der weiter unten gelegenen Ganglienzelle b . Links von dieser sehen wir eins von den oben (vgl. Textfig. 28b bei tk^*) schon

beschriebenen freien Kernstücken (*c*), d. h. einen Tochterkern der Riesenzelle, welcher sich scheinbar ohne jede Beteiligung des Zelleibes der letzteren losgelöst hat und direkt in der Neuroglia liegt. Links unten in der oberen Riesenzelle bei *d* und rechts oben in der unteren Riesenzelle bei *g*, d. h. also in beiden Fällen dicht an der Punktsubstanz (*ps*) des Ganglions, begegnen wir ganz kleinen ebenfalls dunkelkernigen Zellen, die zweifelsohne auch nur Tochterzellen der Riesenzelle darstellen. Denn wir sehen etwas nach rechts unten von *g* bei *e* eine Anzahl ganz gleich kleiner und gleich aussehender Zellen, die noch ganz dicht dem Zelleibe der Riesenzelle anliegen oder direkt mit ihm noch verbunden sind. In der rechten unteren Ecke der unteren Riesenzelle bei *f* beobachten wir deutlich, wie sich von einem Kern der Riesenzelle ein kleinerer Teil ohne jeden Protoplasma-belag abschnürt, und dicht daneben zwei gleichgebaute Kernstücke, die offenbar in gleicher Weise entstanden sind und als freie Kerne in der Neuroglia erscheinen.

Ganz ähnliche Bildungen treten auf der entsprechenden Photographie 27 zutage, welche einen benachbarten Schnitt desselben Ganglions darstellt und zwar bei schwacher Vergrößerung. Auch hier zeigen die Ganglienzellen (*gz*) der rechten Seite durchaus das normale Aussehen und sind offenbar gut konserviert. Die eigenartige Struktur der zerfallenen Riesenzellen (*mx*) der linken Seite, auf welche im wesentlichen die eben gegebene Beschreibung paßt, kann also nicht Kunstprodukt sein, zumal die Riesenzelle der oberen Seite des Schnittes sich direkt an die normalen Ganglienzellen der rechten Seite anschließt.

Die Fig. 7 (Taf. II) und die Photographie 28, welche wiederum zusammengehören, entstammen auch einem Ganglion von *Limax*. Fig. 7 zeigt uns zwei gesonderte riesige Protoplasamassen ebenfalls mit einer Anzahl Kerne von sehr verschiedener Struktur: Die großen wieder durch dunkle Färbung und verschwommene Struktur ausgezeichnet, wie dies für die zerfallenden Kerne der Riesenzellen charakteristisch ist, die kleinen in ihrem Bau denen der normalen Ganglienzellen nahe kommend. Ohne Zweifel liegen auch hier wieder zwei riesige Ganglienzellen vor, die im Begriff sind zu zerfallen und Tochterzellen zu bilden. In der unteren Protoplasma-masse sehen wir links bei *gz* eine scheinbar ganz freie Ganglienzelle von fast normalem Aussehen; wahrscheinlich haben wir es hier mit einer solchen Tochterzelle zu tun. Die zugehörige Photographie 28 zeigt neben den beiden Riesenzellen (*mx*) noch einen Teil des Ganglions,

in dem die kleinen Zellen (*gx*) wieder ein ganz normales Aussehen haben, so daß wir auch hier die eigenartige Struktur der Riesenzellen als präformiert, schon im Leben vorhanden, ansehen müssen.

Genau dieselben Verhältnisse wie bei den Süßwasserschnecken kehren auch bei den Meeresgastropoden wieder. Fig. 8, Taf. II, und die drei Photographien 29—31, welche drei aufeinanderfolgenden Schnitten entnommen sind, stellen den peripheren Abschnitt eines Ganglion von *Pleurobranchus* dar. In der Figur 8 erblicken wir wieder Protoplasmamassen (*mx*), die durch ihre zerrissene Form und das dunkle Aussehen ihrer großen Kerne (*mk*) scharf kontrastieren gegen die normalen Zellen, von denen einige auf dem Bilde wiedergegeben sind, so bei *gx*. Auch hier ist es wieder die Neuroglia (*ngl*), die mit ihrem Faserwerk und ihrer Unmasse von kleinen Kernen das nervöse Protoplasma zerstört und bis zu dessen großen Kernen vordringt, denen sie oft wieder auf weite Strecken direkt anliegt. Auch hier begegnen wir kleinen Zellen, so bei *tx*, die ganz den Eindruck der oben beschriebenen Tochterzellen machen, so daß es kaum einem Zweifel unterliegt, daß es sich auch diesmal wieder um einen Zerfall von Riesenzellen in dem oben ausgeführten Sinne handelt. Genau dieselben Verhältnisse kehren auf den Photographien 29—31 wieder. Auch bei diesen sei darauf hingewiesen, daß in allen dreien neben den zerklüfteten Riesenzellen (*mx*) und oft ihnen direkt benachbart ganz normal aussehende Ganglienzellen (*gx*) auftreten, so daß es auch hier ganz ausgeschlossen ist, den von der Neuroglia wie zerfressen aussehenden Zelleib der Riesenzelle als Kunstprodukt zu erklären. Auch hier liegen physiologische Zustände von Zellen vor.

Vergleichen wir die beiden zuletzt beschriebenen d. h. einerseits durch die Fig. 1—3, Taf. II, resp. die Photographien 24—26, anderseits durch die Textfig. 28*a* und *b* und die Fig. 5—8, Taf. II, resp. die Photographien 27—31 erläuterten Modi der Verjüngung von Riesenzellen mit den Regenerationserscheinungen, die wir bei vielen erwachsenen Ganglienzellen besonders an deren Fortsatzgrund beobachtet haben (vgl. besonders die Textfig. 7, S. 35 resp. die Photographien 12—14), so konstatieren wir eine unverkennbare Ähnlichkeit zwischen beiden Befunden: In beiden Fällen ist es die Neuroglia, welche den Ganglienzelleib zuerst zerstört und dann wieder neu aufbaut, nur mit dem Unterschiede, daß in dem einen Falle der Zellkern vollständig intakt bleibt und es sich nur um eine lokale Zerstörung resp. Neubildung von Ganglienzellsubstanz handelt, im andern Falle aber ein durch Knospung oder Fragmentierung des Kerns eingeleiteter Zerfall der

ganzen Zelle und eine Neubildung von Tochterzellen vorliegt. Unwillkürlich werden wir durch diese Befunde an die Osteogenese erinnert. Hier wie dort handelt es sich um ein Gewebe, welches, das eine Mal als osteogene Substanz, das andre Mal als Neuroglia, erst zerstört und dann neugebildet, aber mit dem Gegensatz, daß bei dem Knochen eine Vernichtung resp. Neuentstehung eines ganzen Organs, im Nervensystem aber einer einzelnen Zelle vorliegt. Dieser Vergleich wirft ein bedeutsames Licht auf das Wesen der Zelle überhaupt, ich werde daher im allgemeinen Teil noch einmal spezieller auf ihn zurückkommen.

Ein sehr interessanter Fall des Unterganges von Riesenzellen liegt in der Fig. 9, Taf. II, vor, die sich ebenfalls auf ein Ganglion von *Pleurobranchus* bezieht. Hier handelt es sich weniger um eine Fragmentierung des Mutterkernes, sondern es schnüren sich von diesem verhältnismäßig nur sehr kleine Kernstücke ab, es liegt also wieder mehr ein Knospungsprozeß vor. Der Mutterkern (*mk*) als solcher bleibt lange erhalten. Die sich loslösenden Knospen sind sehr verschiedener Natur: teils sind es ganz kleine Kügelchen (*nc*), welche kaum die Größe der Neurogliakerne erreichen, denen gegenüber sie durch ihre dunklere Färbung und ihr mehr homogenes Aussehen abstechen, teils sind es Kernknospen, welche an die Kernknospen des oben als zweiter Typus beschriebenen Kernzerfalls erinnern, wie wir sie z. B. in der Textfig. 27 (S. 51) kennen gelernt haben, d. h. es sind größere, äußerst stark sich färbende kugelförmige Stücke von nucleolusartigem Habitus, teils entstehen Knospen, welche noch größer sind (*tk*), den gleichen Bau wie der Mutterkern haben und an die Kernstücke erinnern, die wir beim dritten Typus durch Fragmentierung entstehen sahen (vgl. Fig. 5—8, Taf. II und Textfig. 28). Um diese letzteren Knospenbildungen schnürt sich wieder in der Regel ein Stück des Mutterzelleibes als Tochterzelle ab, und es wiederholen sich dabei ziemlich genau die Vorgänge, die ich oben ausführlich geschildert habe, d. h. wir treffen erstens diese Tochterzellen (*tx*) auf verschiedenen Stadien der Abschnürung und sehen sie zweitens, je weiter sie sich von der Mutterzelle entfernen, den normalen Ganglienzellen immer ähnlicher in ihrem Bau werden, wie dies die Fig. 9, Taf. II, besonders links oben zeigt. Von dem Riesenzelleib (*mx*) selbst haben sich wieder nur am oberen und unteren Ende des langgestreckten Kerns ein paar Reste oder besser Fetzen erhalten, der größte Teil desselben ist von der Neuroglia (*ngl*) bis zum Kern hin

vernichtet, welche letzterer von der ersteren auf weite Strecken, besonders auf der linken Seite, direkt umhüllt wird.

Die für die Fig. 9 beschriebenen Strukturen wiederholen sich auf den beiden Photographien 33 und 34, welche dieselbe Riesenzelle von *Pleurobranchus* aus benachbarten Schnitten wiedergeben. Auch bei ihnen fällt der Mutterkern (*mk*) als dunkles, dünnes, langes Band sofort in die Augen. Am oberen Ende desselben sehen wir, namentlich in der Photographie 33, Tochterzellen auf verschiedenen Stadien ihrer Entwicklung (*tk* und *tk'*), am unteren Ende des Mutterkerns dagegen sowohl in der Photographie 33 als 34 die ganz kleinen, nucleolusartigen dunklen Kernknospen und die letzten Reste des Protoplasmaleibes (*m*.) der Riesenzelle. In seiner Mitte, besonders auf der linken Seite, stößt der Riesenkern (*mk*) direkt an die Neuroglia.

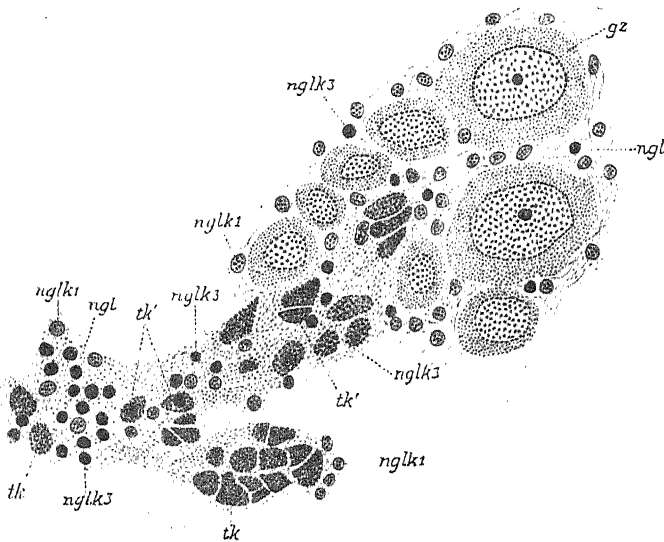
Was aus den kleinsten dunklen Knospen (*mc* in Fig. 9, Taf. II) wird, die besonders am unteren Ende des Kerns der Riesenzelle sich absnüren und ein nucleolusartiges Aussehen haben, kann ich nicht mit Bestimmtheit sagen. Auf keinen Fall glaube ich, daß sie sämtlich zugrunde gehen. Man sieht sie massenhaft in die Neuroglia als freie Kerne übertreten und sich den etwa gleich großen aber bedeutend helleren Neurogliakernen beimischen.

Ganz ähnliche nucleolusartige Stücke habe ich schon früher¹ als Absehnürungsprodukte der Kerne von zerfallenden Ganglienzellen bei *Helix* beschrieben. Die Textfig. 29 zeigt zwei solcher Zellen, eine obere und eine untere, deren Kerne in Stücke (*tk* und *tk'*) zerbrochen sind und durch ihr dunkles Aussehen scharf hervortreten. Von diesen Kernstücken (*tk'*) lösen sich knospenartig kleine Nucleolen (*nglkk3*) ab, die in die Neuroglia übertreten und hier als eine besondere Art von Neurogliakernen (*nglkk3*) erscheinen, die etwas kleiner als die typischen Neurogliakerne (*nglkk1*) sind und von diesen sich besonders wieder durch ihr homogenes Aussehen und ihre intensive Färbbarkeit unterscheiden. Dasselbe erkennen wir auf der entsprechenden Photographie 32. Auch hier treffen wir die kleinen dunklen nucleolusartigen Kernknospen wieder, die in die Neuroglia übertreten, und ferner neben den Riesenzellen mit ihren in Stücke zerfallenen tief dunklen Kernen *tk* eine größere Anzahl ganz normal gebauter Ganglienzellen (*gx*), ein Beweis, daß es sich auch hier um sehr gut konservierte Ganglien handelt. Ich habe schon in meiner ersten diesbezüglichen Mitteilung² die Ansicht ver-

¹ l. c.

² l. c.

treten, daß diese aus zerfallenen Ganglienzellen entstehenden nucleolusartigen dunklen Kernknospen *nglk³* nicht dem Untergang geweiht sind, sondern an anderer Stelle im Ganglion von Bedeutung werden. Ich ließ mich in der eben zitierten Abhandlung teilweise bezugnehmend auf die Textfig. 29 folgendermaßen darüber aus: »Bei den bisher mitgeteilten, am Kern sich abspielenden Teilungsvorgängen hatten wir es stets mit der Entstehung von Tochterzellen zu tun. Es lösen sich aber häufig vom Kern auch Stücke ab, die eine wesentlich andre



Textfig. 29.

Helix. Zerfallende Ganglienzelle. Teilung des Kerns durch Fragmentierung. Ablösung von kleinen nucleolusartigen Kernteilen *nglk³* von den Kernstücken *tk'* und Übertritt der nucleolusartigen Kernteile in die Neuroglia *ngl*, in der sie als freie Kerne (*nglk³*) erhalten bleiben. *gz*, kleine normale, die zerfallende Ganglienzelle rings umschließende Ganglienzellen; *nglk1*, typische Neurogliakerne. Aus Roux, Ganglienzellkern und Neuroglia. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XLVII. 1896.

Bedeutung zu haben scheinen und auf einen engen genetischen Zusammenhang von Ganglienzellkern und Neurogliakern hinweisen, wie namentlich bei *Helix* zu verfolgen ist. Hier sind die Neurogliakerne sehr verschieden gestaltet. Die meisten sind groß, oval, mit dünner, kaum nachweisbarer Membran versehen, feingranuliert und von hellem Aussehen (*nglk1*); andre, welche ebenfalls in großer Menge vorkommen, sind etwas kleiner, mehr oder weniger spindelförmig langgestreckt und durch dickere Membran, sowie besonders durch bedeutenderes Tinktionsvermögen ausgezeichnet; schließlich finden sich als kleinste und seltenste Kernform Gebilde, welche durchaus das gleiche Aussehen wie die oben geschilderten, durch endogene

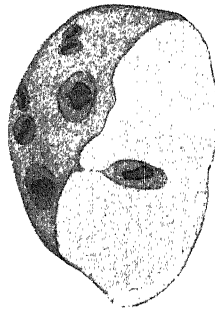
Kernvermehrung oder durch Knospung entstandenen Tochterkerne des ersten und zweiten Typus zeigen, d. h. es sind äußerst stark sich färbende, vollständig homogene Kügelchen von nucleolusartigem Aussehen (*nglk.3*), nur durch ihre minimale Größe unterscheiden sie sich von jenen. Diese letzte Kernart, so selten sie sonst ist, tritt dagegen als vorwiegendes Kernelement in der Neuroglia an der Stelle auf, wo große Ganglienzellen in der oben als dritter Modus beschriebenen Weise durch Fragmentierung in eine große Anzahl Tochterzellen zerfallen. Hier konnte ich sehr deutlich beobachten, wie von den letzteren die kleinen nucleolusartigen Kügelchen (*nglk.3*) sich knospenartig, genau wie ich es für den zweiten Typus angegeben habe, ablösen. Ferner finden sich bei *Helix* und *Limnaea* mittelgroße Ganglienzellen, welche durch eigenartige Kernfortsätze ausgezeichnet sind, auf die ich weiter unten noch ausführlich zurückkomme. Einige Mal sah ich nun diese Kernfortsätze bis an die Oberfläche der Ganglienzelle treten und an ihrem peripheren Ende gleichzeitig die stärker gefärbten spindelförmigen Neurogliakerne der zweiten Art; bei *Limnaea* gehen bisweilen die Kernfortsätze über den Zelleib weit hinaus und zerfallen in Stücke von fast genau dem Aussehen wie diese zweite Neurogliakernform. Es scheint mir daher nicht zweifelhaft, daß wir es auch bei diesen Beobachtungen mit einer Bildung von Neurogliakernen vom Ganglienzellkern aus zu tun haben. Da nun das Neurogliagewebe, wie ich in dieser Arbeit und namentlich in den früheren einschlägigen Aufsätzen gezeigt habe, beim Aufbau des Ganglienzellkörpers eine große Rolle spielt und die intracelluläre Neuroglia in der Regel sehr zahlreiche (Neuroglia-)Kerne aufweist, so ist die Möglichkeit nicht von der Hand zu weisen, daß es sich in allen den zuletzt mitgeteilten Fällen um eine Abschneidung von überschüssiger Kernsubstanz handelt, welche nicht zu Zentren von Tochterzellen wird, sondern als Neurogliakern eine Zeitlang erhalten bleibt, um erst später in bestimmten Ganglienzellen bei der Umwandlung von Neurogliagewebe in nervöses Protoplasma in Tätigkeit zu treten. Jedenfalls beweisen auch diese Befunde, wie eng Ganglienzellen und Neuroglia zusammengehören.«

Die hier am Schluß vertretene Anschauung halte ich auch heute noch aufrecht (vgl. unten).

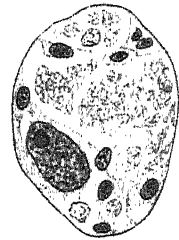
Eine ganz ähnliche durch Fragmentierung des Kerns eingeleitete Auflösung und Neubildung von Zellen, wie wir sie eben bei den Ganglienzellen kennen gelernt haben, kehrt auch bei gewissen Muskelzellen wieder. So entstehen bei den Insekten in manchen Fällen die

imaginalen Muskelzellen aus den larvalen in der Weise, daß der larvale Muskelkern erst in mehrere Stücke zerfällt, und diese Tochterkerne dann mit einem Teil des Mutterzelleibes sich als Tochterzellen, d. h. als imaginale Muskelzellen abschnüren, wie dies die Textfig. 30 und 31 demonstrieren, die aus einer Abhandlung von KARAWAIEFF stammen. Gleich wie bei den Ganglienzellen nimmt auch bei diesen Muskelzellen der Mutterkern oft eine eigenartige Struktur und dunklere Färbung an (vgl. Textfig. 31, die eine unverkennbare Ähnlichkeit mit manchen zerfallenen Riesenzellen hat, wie ich sie oben beschrieben habe).

Ebenso erinnern, wenn auch entfernter, gewisse bei der Spermatogenese auftretende Strukturen an die Bilder, die wir eben bei der Ganglienzellentstehung kennen gelernt haben. Hier (vgl. Textfig. 32 und 33) sind es die Basalzellen der Mollusken und Fußzellen, bzw. SERTOLISchen Zellen der Wirbeltiere, welche sich bis zu einem gewissen Grade mit den ebenfalls häufig basal in den Ganglien auftreten den vielkernigen Mutterzellen (vgl. besonders Fig. 5 auf der Taf. II) vergleichen lassen. Auch die Basalzellen bzw. Fußzellen heben sich sowohl durch die Größe als die Struktur ihres Kerns wie des Zellleibes von den Samenzellen ab, mit denen sie in Verbindung sind, ganz ähnlich wie die Mutterzellen von den Tochterzellen bei der Ganglienzellentstehung; ferner stehen die Fußzellen des Hodens oft miteinander in engem Zusammenhang, so daß sie eine vielkernige epithelartige einheitliche Protoplasamasse darstellen und in gleichem Bilde wie die Mutterzellen unter den Ganglienzellen erscheinen (vgl. Fig. 5, Taf. II). Zwar nimmt man heute ziemlich allgemein an, daß die Samenzellen erst sekundär mit den Fußzellen bzw. Basalzellen in Verbindung treten und von letzteren aus sich ernähren. Doch halte ich es für wahrscheinlich, daß bei fortgesetzten diesbezüglichen Studien sich herausstellen wird, daß auch hier der Zusammenhang zwischen Nährzelle und Samenzelle ein primärer ist.



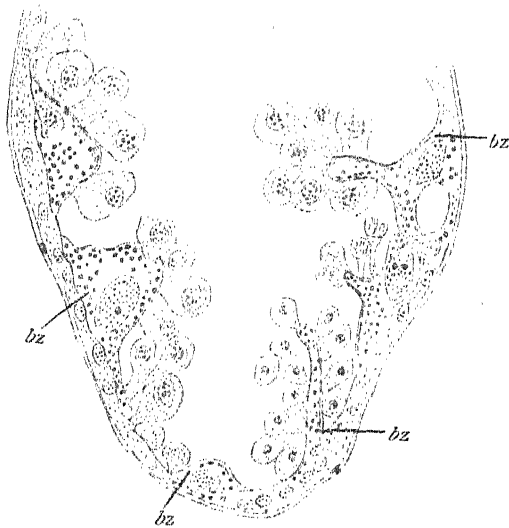
Textfig. 30.



Textfig. 31.

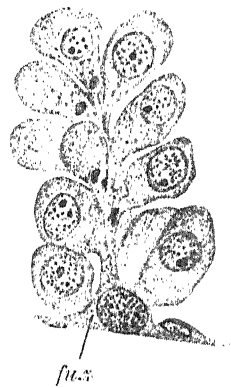
Fig. 30. Querschnitt einer larvalen Muskelfaser einer jungen Larve von *Formica ruginodis*. — Fig. 31. Querschnitt einer Muskelfaser einer *Lasius*-Larve. Fig. 30 u. 31 aus KARAWAIEFF, Die nachembryonale Entwicklung von *Lasius flavus*. Diese Zeitschrift. Bd. LXIV.

Interessant nach dieser Richtung sind die einschlägigen Untersuchungen PETERS¹ über die Knochenfische. Bei diesen treten die Samenzellen nicht erst später, wie man bisher annahm, mit den Fußzellen bzw. SERTOLISCHEN Zellen, welche ebenfalls wie die zerfallenen Riesenzellen unter den Ganglienzellen durch dunkleren Zelleib und dunklen besonders strukturierten Kern ausgezeichnet sind, in Verbindung, sondern bleiben von Anfang an mit letzteren im Zusammenhang und



Textfig. 32.

Fig. 32. Schnitt eines Acinus der Keimdrüse von *Helix pomatia* (nach BOLLES LEE). bz, Basalzellen mit anhängenden Spermatogonien, Spermatoeyten und Spermatiden. Aus KORSCHILT und HEIDER, Vergleichende Entwicklungsgeschichte.



Textfig. 33.

Fig. 33. *Helix pomatia*. Samenzellen an Fußzelle fu.z. ansitzend. Aus SCHNEIDER, Vergleichende Histologie.

werden von ihnen rings umschlossen. PETER schreibt diesbezüglich: »Es ist bewiesen, daß die Samenelemente in jedem Stadium ihrer Entwicklung mit den Nährzellen in Verbindung stehen und nicht erst während des Herunterwanderns in die Füße (bei Amnioten) diese Verbindung eingehen.« Auch PETER betont, daß die SERTOLISCHEN Zellen stets als mehrkernige Synectien erscheinen. Vielleicht sind auch die Basal-, bzw. Fußzellen und Samenzellen Teile eines einheitlichen Synectiums, wie wir es bei der Ganglienzellentstehung kennen gelernt haben, zumal auch sonst ja oft die Nährzellen und Spermato gonien genetisch eng zusammengehören, z. B. bei der VERNONSCHE

¹ PETER, Die Bedeutung der Nährzellen im Hoden. Arch. f. mikr. Anat. 1899.

Zelle der Lepidopteren, welche ebenfalls basal liegt und oft wie eine große Epithelzelle aussieht (*Apz* der Textfig. 34), und bei den Cytophoren, z. B. der Anneliden. Zwar betont PERER, daß die Spermatogonien der Knochenfische scharf begrenzt erscheinen. Aber auch bei der Spermatogenese der Lepidopteren setzen sich zuletzt die Spermatogonien scharf von dem Protoplasma der Versonschen Zelle ab, gehen aber anfangs kontinuierlich in dasselbe über (vgl. unten), ebenso wie ja auch die aus den mehrkernigen Syncytien entstehenden Ganglienzellen schließlich ganz selbständig erscheinen. Von den Fußzellen der Wirbeltiere wird schließlich betont, daß ihre Kerne sich stets nur amitotisch teilen, was auch bei den großen Mutterkernen der Ganglienzellen stets der Fall ist.



Textfig. 34.

Zwei Hodenfächer einer 7 mm langen Raupe (*Bombyx mori*) sagittal durchgeschnitten. Aus GRÜNBERG, Untersuchungen über die Keim- und Nährzellen in den Hoden und Ovarien der Lepidopteren. Diese Zeitschr. 1903. Bd. LXXIV.

3. Unvollkommene Trennung der Zellen im tierischen und pflanzlichen Körper.

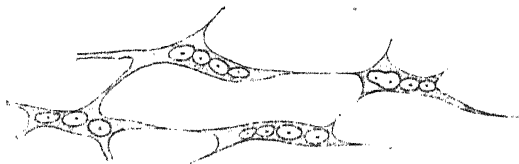
Ich hätte der Überschrift dieses Kapitels vielleicht kurz den Namen Syncytien geben können, ich habe es aber unterlassen, weil viele der zu beschreibenden Erscheinungen diesen Namen kaum verdienen, insofern es überhaupt nicht zur Sonderung von Zellen kommt, sondern es sich in diesen Fällen nur um mehrkernige Protoplasma-massen handelt. Bei den meisten der zu schildernden Befunde liegen wahrscheinlich nicht zu Ende geführte Teilungen, nicht aber sekundäre Verschmelzungen von ursprünglich vollständig getrennten Zellen vor. Bezüglich der Unterabteilungen, die ich unterscheide, bemerke ich, daß manche nicht absolut scharf auseinander zu halten, sondern durch viele Zwischenstufen miteinander verbunden sind. Andererseits werden wir sehen, daß die verschiedenen Modifikationen, welche die einzelnen Gewebe zeigen, in verschiedenen Abteilungen ihren Platz finden. Ich werde in folgendem nicht alle bekannt gewordenen einschlägigen Befunde berücksichtigen, sondern nur einige wenige für die einzelnen Kategorien besonders instruktive Beispiele herausgreifen.

A. Die Zellen stehen durch Fortsätze in Verbindung.

Von den im folgenden zu beschreibenden Verbindungen der Zellen ist diejenige durch Fortsätze die lockerste. Sie findet sich fast bei allen Geweben vertreten und zwar sowohl zwischen den Zellen des gleichen Gewebes als zwischen verschiedenartigen Gewebszellen.

a) Gleiche Gewebszellen verbinden sich.

Seit langem bekannt sind die Verbindungen der Bindegewebszellen, besonders des Gallertgewebes¹. Sie sind bereits von SCHWANN entdeckt und dann von VIRCHOW, KÖLLIKER, REMAK, LEUCKART, GEGENBAUR, M. SCHULTZE u. a. ausführlich beschrieben worden und zwar sowohl für die Wirbeltiere (besonders beim embryonalen Gewebe, so im Nabelstrang und Froschlärvenschwanz) wie für die Wirbellosen (in der Haut von *Carinaria* und *Pterotrachea*, sowie bei *Acalephen* und *Otenophoren*). Es handelt sich hier meist um sehr zahlreiche oft sehr lange und dünne Fortsätze, durch welche die einzelnen Zellen miteinander in Verbindung bleiben. Fig. 35



Textfig. 35.

Aus dem Nabelstrang eines 15,7 mm langen Schafembryo. Aus KÖLLIKER: Gewebelehre. I. 1889.

stellt mehrere derartig vereinigte Zellen aus dem Nabelstrang dar, bei denen die Vielkernigkeit bemerkenswert ist. Fig. 36 gibt einen Schnitt durch einen Embryo vom Hühnchen wieder und zeigt das zellige Bindegewebe in typischer Form.

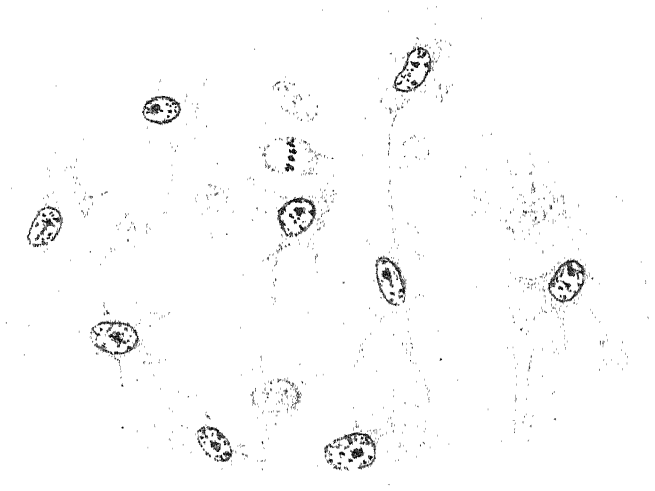
Ein sehr bekanntes Demonstrationsobjekt für die Verbindung von Bindegewebszellen ist die Cornea der Wirbeltiere, auf welche diesbezüglich zuerst HIS aufmerksam gemacht hat.

In der neuesten Zeit war es besonders SCHUBERG², der sehr ein-

¹ SCHUBERG (Untersuchungen über Zellverbindungen. Diese Zeitschrift Bd. LXXIV) gibt eine sehr dankenswerthe Übersicht über die hierher gehörige Literatur, infolgedessen ich speziellere Angabe hier unterlasse.

² AUGUST SCHUBERG, Untersuchungen über Zellverbindungen. I. Teil. Diese Zeitschr. Bd. LXXIV. 1903.

gehende Untersuchungen über die Verbindung der Bindegewebszellen in der Haut des Axolotl angestellt und sehr sorgfältige Zeichnungen veröffentlicht hat. Er faßt seine Resultate in folgende Sätze zusammen: »1) Die Bindegewebszellen in der Innenlage des Coriums vom Rumpfe bilden ein regelmäßiges Netz- und Maschenwerk, das dem Verlaufe der einander überkreuzenden Bindegewebsbündel entspricht und mit den bekannten für die Cornea der Wirbeltiere beschriebenen



Textfig. 36.

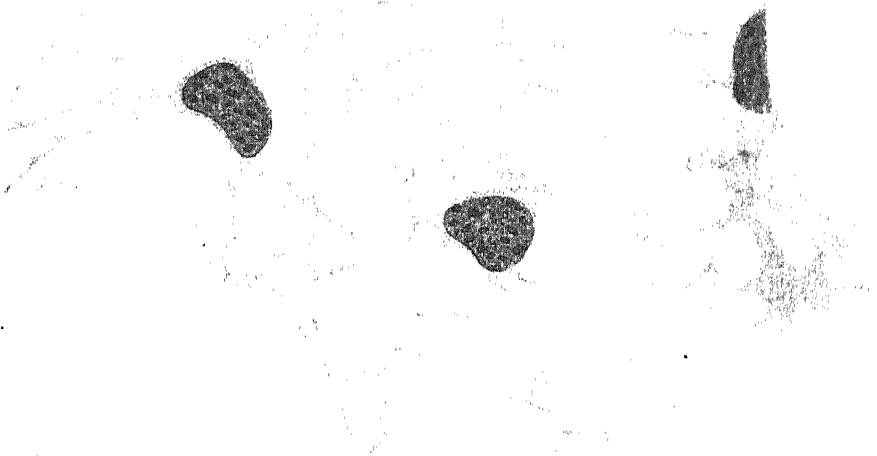
Embryonales Bindegewebe aus der subcutanen Schicht der Haut eines 3½ Tage alten Hühnerembryo.
Aus SZYMOSOWICZ, Lehrbuch der Histologie. 1901.

Bildern übereinstimmt. An diesem Maschenwerk nehmen auch die Fortsätze der an der Grenze von Unterhautbindegewebe und Corium gelegenen Zellen, insbesondere auch diejenigen der von mir sog. »subcutanen Zellennester« Teil. Die in der mittleren Coriumlage enthaltenen Bindegewebszellen bilden ein unregelmäßiges Netzwerk, dessen eigentlich verbindende Teile meist nur durch die feinsten Zellausläufer dargestellt werden. Mit diesem Netzwerk in Verbindung steht dasjenige, welches die der Außenlage des Coriums innen anliegenden Bindegewebszellen untereinander bilden, deren verbindende Fortsätze meistens eine bedeutend größere Breite besitzen. Das Netz der Bindegewebszellen im Corium der Flossensäume stimmt im wesentlichen mit demjenigen der Innenlage des Coriums vom Rumpfe überein. 2) Die Pigmentzellen, sowohl die mit schwarzen, wie die mit farblosen oder gemischten Granula, bilden Netze, die insbesondere

dicht unter der Außenlage des Coriums am Rumpfe und unter dem Corium der Schwanzflosse gut zu beobachten sind.*

In Fig. 37 habe ich eine seiner einschlägigen Zeichnungen kopiert. Wir sehen hier zwei Zellen an ihrer Peripherie in eine große Anzahl von Fortsätzen aufgelöst, die sich vielfach verästeln und mit ihren Endausläufern in Verbindung stehen, im wesentlichen also dasselbe Bild, wie es das embryonale Bindegewebe in der Haut des Hühnchens zeigt.

In gleicher Weise wie die Bindegewebszellen stehen auch die Knorpelzellen bei den Cephalopoden durch viele feine und teilweise



Textfig. 37.

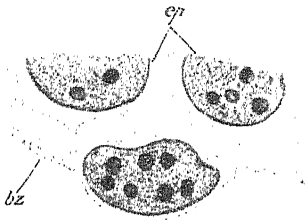
Netzförmig verbundene Bindegewebszellen der mittleren Lage des Coriums eines Axolotl von 137 mm Länge. Aus SCHUBERT, Untersuchungen über Zellverbindungen. Diese Zeitschr. Bd. LXXIV.

sehr lange Fortsätze miteinander in Konnex, worauf BERGMANN für *Loligo* und QUECKETT für *Sepia officinalis* zuerst hingewiesen haben, und ebenso bekanntermaßen die Knochenzellen bei Wirbeltieren, jedenfalls in der Jugend. Auch die Elfenbeinzellen hängen durch verzweigte Zahnbeinfasern zusammen.

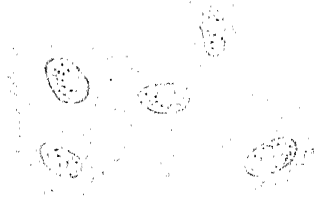
Sehr ähnliche Verbindungen wie die Bindegewebszellen zeigen auch häufig die Neurogliazellen untereinander, sowohl bei Wirbellosen als auch bei Wirbeltieren. Auch hier handelt es sich in vielen Fällen um ein vielfach verzweigtes Fortsatzsystem, durch welches die Zellen in Kommunikation stehen (vgl. Fig. 15 und 16 auf Taf. I

und die Photographie 22). Für die Wirbellosen habe ich dies schon vor Jahren vielfach illustriert und beschrieben¹.

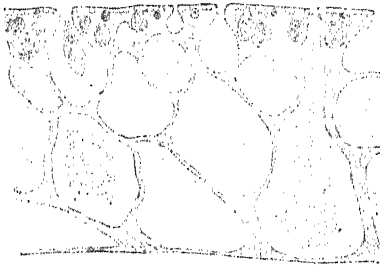
Ein sehr ausgeprägter Zusammenhang der Zellen findet sich ferner im Epithel. Das bekannteste Beispiel sind die früher als Riff- oder Stachelzellen bezeichneten Zellen aus den tiefen Lagen des geschichteten Plattenepithels der Haut der Wirbeltiere, von denen



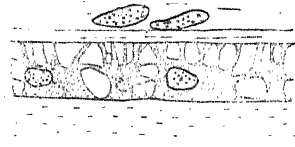
Textfig. 38.



Textfig. 39.



Textfig. 40.



Textfig. 41.

Fig. 38. Verbindung der untersten Schicht der Epidermiszellen *ep* mit einer Bindegewebszelle *bz*. Axolotl, 137 mm lang. Aus SCHUBERG, Untersuchungen über Zellverbindungen. Diese Zeitschr. Bd. LXXIV. 1903.

Fig. 39. Untere Zellschicht vom Kiemenblattepithel einer Salamanderlarve bei Flächenbetrachtung. Nach FLEMMING. Aus O. HERTWIG, Zelle und Gewebe. II. 1898.

Fig. 40. *Ophidium barbatum*. Querschnitt durch die Epidermis. — Fig. 41. *Loligo vulgaris*. Das den Schnabel ausscheidende Epithel im Querschnitt. Fig. 40, 41 aus STODNICKA, Über einige Modifikationen des Epithelgewebes. Sitzungsher. d. königl. böhm. Ges. d. Wiss. Math.-naturw. Klasse. 1899.

wir heute dank der Arbeiten von HEITZMANN, RANVIER und namentlich FLEMMING wissen, daß die als Stacheln gedeuteten Fortsätze nichts andres als Intracellularbrücken darstellen in dem Sinne, wie wir sie für die Bindegewebszellen kennen gelernt haben. In neuester Zeit sind sie besonders wieder von SCHUBERG² für den Axolotl ausführlich beschrieben und abgebildet worden. Die Textfig. 38 zeigt uns bei *ep* zwei mehrfach miteinander anastomosierende Epithelzellen

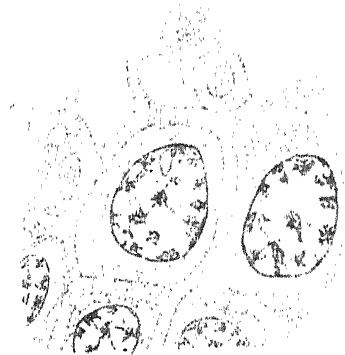
¹ Vgl. bes. ROHDE, Untersuchungen über das Nervensystem der Chätopoden. Zool. Beitr. II. Bd.

² l. c.

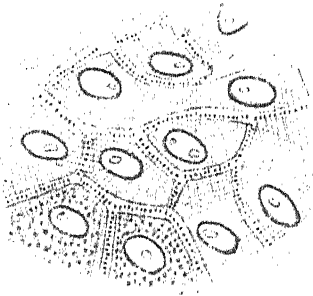
aus der tiefsten Lage der Epidermis. Noch instruktiver ist die Textfig. 39, welche einer FLEMMINGSchen Arbeit entnommen ist. Sehr interessant ist ferner die Textfig. 40, welche einen Schnitt durch die Epidermis eines Teleostier (*Ophidium barbatum*) darstellt und das



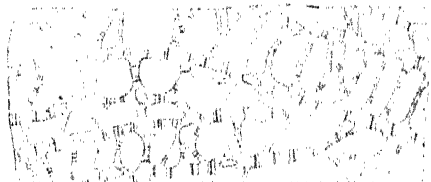
Textfig. 42.



Textfig. 43.



Textfig. 44.



Textfig. 45.

Fig. 42. Zellen aus dem Endosperm von *Chamucrops exelsa* aus der Peripherie des Endosperms. Nach A. MEYER. Aus O. HERTWIG, Die Zelle und die Gewebe. II.

Fig. 43. *Myrine glutinosa*. Hornzahn. Aus der Mitte des Pokalzellenkegels. Schnitt. Aus STROUSSEKA, Über einige Modifikationen des Epithelgewebes. Sitzungsber. d. königl. böhm. Ges. d. Wiss. Math.-naturw. Klasse. 1899.

Fig. 44. Feiner Schnitt aus der mittleren Partie der Hornschicht der menschlichen Haut. Zellbrillen und Interzellularbrücken mit knopfartigen Verdickungen. Aus REINKE, Zellstudien. Arch. f. mikr. Anat. 1894.

Fig. 45. Muskulatur eines Darmdrüsenkanals von *Porcellio scaber*. Nach WEBER. Aus O. HERTWIG, Zelle und Gewebe. II.

die einzelnen Zellen des mehrschichtigen Epithels verbindende Fortsatzsystem sehr entwickelt und mannigfaltig zeigt.

Diese Interzellularbrücken finden sich aber nicht nur bei den geschichteten Epithelien, sondern auch bei einfachen Epithelien und zwar sowohl bei dem Zylinder- als Plattenepithel, wie dies die Fig. 41 beweist. Sie stellt das Epithel dar, das bei den Cephalopoden die festen Lamellen der Kiefer ausscheidet und ist einer Arbeit

von STUDNICKA¹ entnommen. Ebenso sollen die Zylinderzellen des Magens und Darmkanals durch viele Querfädchen verbunden sein (COHN, GARTEN, CARTIER). Auch NILS HOLMGREN² gibt Verbindungen zwischen Epithelzellen an und zwar für Insekten.

In vielen Fällen sind die einzelnen Epithelzellen verbindenden Protoplasmafäden die direkte Fortsetzung des Mitoms, so daß dann das Mitom der ganzen Zelllage als einheitliches Netzwerk erscheint (vgl. die Textfig. 42, 43, 44).

Ebenso sind zwischen den Muskelzellen netzartige Verbindungen oder Anastomosen beobachtet worden. So werden solche von FREY, LEUCKART, WEBER für die Darmmuskeln der Insekten und von LEYDIG für die Hirudineen und Crustaceen angegeben (vgl. die Textfig. 45). NILS-HOLMGREN³ beschreibt sie gleichfalls für Insekten.

Ich habe sie namentlich deutlich und ausgebildet bei den großen Muskelzellen der Nematoden, besonders bei *Ascaris* beobachtet. In der Textfig. 53 auf Seite 79 sehen wir von der am meisten links gelegenen Muskelzelle das Sarkoplasma seitlich austreten und beutelartig (*sp*¹) anschwellen. In gleicher Weise werden sehr oft die Zwischenräume der Muskelzellen von Sarkoplasmazügen durchquert, welche aus der einen Muskelzelle zwischen den Muskelsäulchen (*ms*) aus- und in die benachbarte Muskelzelle übertreten, so daß also zwischen den Muskelzellen ein sehr ausgebildetes Anastomosenwerk besteht. Ich werde über diese Verhältnisse anderwärts noch ausführlicher berichten und einschlägige Abbildungen bringen (vgl. auch unten den vergleichend histologischen Exkurs über die glatte Muskulatur).

SCHMIDT⁴ gibt für die gleichfalls nematoid gebauten⁵ Muskelzellen von *Branchiobdella* auch an, daß das Sarkoplasma nicht nur an einer, sondern an verschiedenen Stellen aus der Muskelzelle hervorquillt. Möglicherweise liegen hier ebenfalls zum Teil Anastomosen zwischen benachbarten Muskelzellen vor.

¹ STUDNICKA, Über Modifikationen des Epithelgewebes. Sitzungsber. der künigl. böhm. Ges. d. Wiss. Math.-naturw. Klasse. 1899.

² NILS HOLMGREN, Anat. Anz. XX. Bd. 1902.

³ NILS HOLMGREN, l. c.

⁴ SCHMIDT, Die Muskulatur von *Branchiobdella parasita*. Diese Zeitschr. Bd. LXXV. 1903.

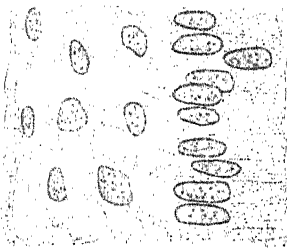
⁵ Vgl. hierüber Näheres auch in meiner Abhandlung: Die Muskulatur der Chätopoden. Zool. Beifr. I. Bd. 1885.

Auch für die glatten Muskelfasern der Wirbeltiere sind von verschiedenen Seiten Intercellularbrücken angegeben worden¹. Sie werden in der neuesten Zeit in Abrede gestellt, wie ich aber glaube mit Unrecht (vgl. Ausführlicheres unten).

Hierher gehören schließlich auch die Ganglienzellen, von denen ich trotz der augenblicklich herrschenden gegenteiligen Auffassung nach wie vor die Ansicht vertrete, daß sie durch ihre Fortsätze miteinander in direkter Verbindung stehen, ineinander übergehen, worüber ich mich früher schon ausführlich geäußert habe².

b. Verschiedenartige Gewebszellen verbinden sich.

Sehr verbreitet scheint der Zusammenhang zwischen Epithel und dem darunter befindlichen Bindegewebe zu sein. So beobachtete STUDNICKA³ einen solchen



Textfig. 46.

Tropidonotus natrix. Aus dem Schmelzorgan des Eizahns. Aus STUDNICKA, Über einige Modifikationen des Epithelgewebes. Sitzungsber. d. königl. böhm. Ges. d. Wiss. Math.-naturw. Klasse. 1899.

bei der Entwicklung der Zähne im Schmelzorgan von *Tropidonotus* zwischen dem Epithel und der Zahnpulpa, welche bekanntlich eine bindegewebige Umwandlung der Epithellage darstellt (vgl. Textfig. 46). Allerdings finden sich hier erst die Anfänge dieses Differenzierungsprozesses.

Doch auch mit echten Bindegewebszellen verbinden sich häufig die Epithellagen. SCHUBERG legt in seiner schon oft zitierten Arbeit eine große Anzahl diesbezüglicher Beobachtungen nieder und faßt seine Resultate folgendermaßen zusammen: »Die Epidermiszellen des Rumpfes können, durch die Außenlage des Coriums hindurch, mit dem Netz der unter dieser sich ausbreitenden Bindegewebszellen in Verbindung stehen. Sobald die äußere Coriumlage eine gewisse Dicke überschreitet, sind solche Verbindungen wahrnehmbar. In den Flossensäumen sind Verbindungen zwischen den nach innen zugespitzten basalen Epidermiszellen und dem Netz der in und unter dem Corium gelegenen Bindegewebszellen regelmäßig

¹ Vgl. Ausführlicheres bei HEIDENHAIN: MERKEL-BONNET, Ergebnisse usw. 1901.

² ROHDE, Die Ganglienzelle. Diese Zeitschr. 1898.

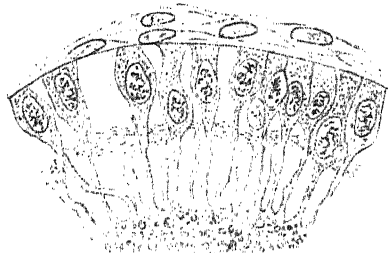
³ STUDNICKA, Modifikationen des Epithelgewebes. Sitzungsber. d. königl. böhm. Ges. d. Wiss. Math.-naturw. Klasse. 1899.

und sehr zahlreich vorhanden.« Die Textfig. 38 (S. 71) ist dieser Abhandlung SCHUBERGS entnommen und zeigt zwei Epithelzellen (*ep*) der untersten Epidermislage vom Axolotl, welche nicht nur untereinander, sondern ebenso auch mit der darunter befindlichen Bindegewebszelle (*bx*) durch eine Anzahl Fortsätze in Konnex stehen.

Auch mit Muskelzellen vereinigen sich die Epithelzellen. So sah HEIDENHAIN¹ in der Haut von *Triton* Intercellularbrücken zwischen den ektodermalen Epithelzellen und glatten Muskelfasern. Übereinstimmend mit HEIDENHAIN konstatierte auch NILS HOLMGREN² bei Insekten einen Zusammenhang zwischen Epithel und Muskulatur, ebenso wie er bei demselben Objekt auch die Epithelzellen und Muskelzellen je untereinander verbunden sah, was ich oben schon betont habe.

Bekannt ist ferner, daß Eizellen und Follikelzellen sehr oft durch Fortsätze in Kommunikation stehen, wie dies z. B. die Textfig. 47 illustriert, die sich auf den Kanincheneierstock bezieht.

Schließlich sind hier die Beziehungen anzureihen, welche die Ganglienzellen einerseits zu den Epithel- bzw. Sinneszellen, bzw. zu den Muskelzellen haben. Bezüglich der ersteren halte ich nach meinen Erfahrungen die heute vielfach verlassene Auffassung aufrecht, daß eine direkte und zwar primäre Verbindung zwischen Ganglienzelle und Epithelzelle vorliegt (vgl. oben S. 73/74). Dasselbe gilt für den Zusammenhang von Ganglienzelle und Muskelzelle. Für die Nematoden wenigstens habe ich dies über allen



Textfig. 47.

Stück eines Durchschnits durch einen Eifollikel vom Kanincheneierstock. Nach KETZJUS. Aus O. HERTWIG, Zelle und Gewebe. II.

Zweifel deutlich nachweisen können. Hier schicken nicht die Ganglienzellen wie sonst allgemein Fortsätze zu den Muskelzellen, sondern die letzteren solche zu den Ganglienzellen, bzw. deren Fortsätzen, das sind die Nervenfasern, und zwar in der Weise, daß die Muskelfortsätze direkt in die Nervenfasern oft mit breiter Fläche übergehen, wie dies in den vielen Zeichnungen und Photographien, die ich hierüber in meiner einschlägigen Arbeit³ gegeben habe, aufs deutlichste hervorgeht.

¹ HEIDENHAIN, Anat. Anz. Bd. VIII. 1893.

² NILS HOLMGREN, l. c.

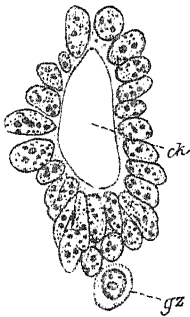
³ ROHDE, Muskel und Nerv. I. *Ascaris*. Zool. Beitr. III. Bd. 1891.

Ähnlich liegen die Verhältnisse bei *Amphioxus*, worauf ich ebenfalls früher schon aufmerksam gemacht habe¹.

B. Die Zellen verschmelzen mit ihren Körpern auf größere Strecken und erscheinen als einheitliche mehrkernige Protoplasmanmasse.

a. Gleiche Gewebszellen verschmelzen.

In dieser Form erscheinen viele Epithelien, besonders in embryonalen Entwicklungsstadien. Sehr oft wird hier in den einschlägigen Arbeiten betont, daß Zellgrenzen in der Epithellage nicht zu unterscheiden sind. Textfig. 48 stellt z. B. einen Schnitt durch das Zentralkanalepithel des Rückenmarks einer Froschlarve dar. Das



Textfig. 48.

Froschlarve. Rückenmark.
ck, Centralkanal. Aus ROHDE,
Untersuchungen über den
Bau der Zelle. I. Teil. Diese
Zeitschr. Bd. LXXV. 1903.

Epithel erscheint durchaus als einheitliche Protoplasmanmasse, in welche zahlreiche Kerne, stellenweise dicht gedrängt, eingelagert sind. Von einer Abgrenzung von Zellen ist nichts zu entdecken. Ähnliche Verhältnisse kehren aber auch bei den Epithelien erwachsener Tiere, sowohl bei Wirbellosen als Wirbeltieren sehr häufig wieder. Von bekannteren Objekten erwähne ich z. B. das Epithel der Tubuli contorti der Niere. Dasselbe gilt auch von den Epithellagen vieler Wirbellosen, namentlich dem Hautepithel, z. B. der Nematoden. Bei diesen stellt die unter der dicken Cuticula befindliche Matrixschicht, die Subcuticula, eine zusammenhängende körnigfaserige Protoplasmanlage dar mit ganz regellos, bald dichter, bald spärlicher, eingestreuten Kernen, in

deren Umgebung Zellen nicht zur Unterscheidung kommen, wie dies die Figuren 53—55 auf S. 79—80 zeigen. Ganz ähnlich verhalten sich die leistenförmigen Verdickungen dieser Subcuticula, die als Seiten- und Medianlinien tief in das Körperrinnere eindringen².

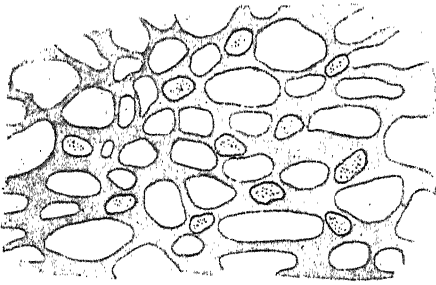
Ein sehr eigenartiges Differenzierungsprodukt dieser Subcuticula und ebenfalls eine durchaus einheitliche mehrkernige Protoplasmanmasse stellt ferner der Ösophagus der Nematoden dar, auf den ich weiter unten noch ausführlicher zurückkomme.

Auch die Follikelbildungen, welche in der Umgebung der Ganglienzellen, wie der Eizellen oft zustande kommen (vgl. oben

¹ ROHDE, Muskel und Nerv. II. *Mermis* und *Amphioxus*. Zool. Beitr. III. Bd.

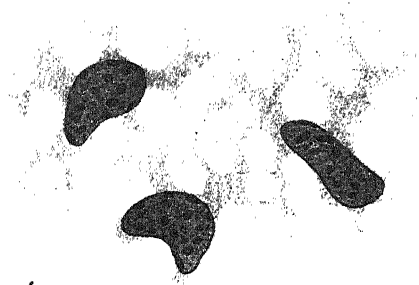
² Vgl. diesbezüglich auch ROHDE, Beiträge zur Kenntnis der Anatomie der Nematoden. Zoolog. Beiträge. I. Bd. 1. Heft. 1883.

S. 43 ff.), erscheinen in der Regel nicht als Lagen getrennter Zellen, sondern vielmehr in der Form ganz einheitlicher kernhaltiger Protoplasmlagen, wie dies z. B. die Textfig. 21, 22, 24 auf S. 44 und die Fig. 7—10 auf Taf. I zeigen.



Textfig. 49.

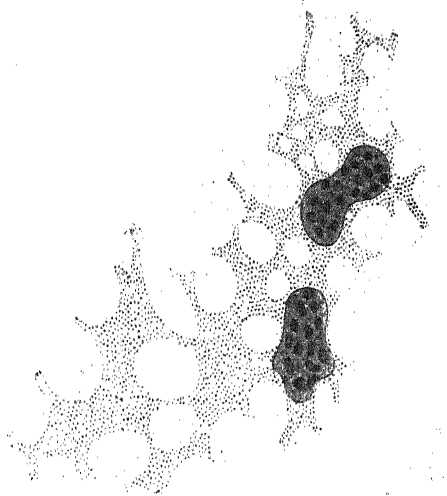
Fig. 49. Netz von Bindegewebszellen mit großen spärlichen Kernen aus einem Follikel einer Peyer'schen Drüse des Kaninchens. Aus KÖLLIKER, Gewebelehre.



Textfig. 50.

Fig. 50. Netz der Bindegewebszellen, welche der Außenlage des Coriums nach innen zu anliegen. Aus einem Tangentialschnitt durch die Haut des Bauches eines Axolotl von 137 mm Länge. Aus SCHUBERG Untersuchungen über Zellverbindungen. Diese Zeitschr. Bd. LXXIV.

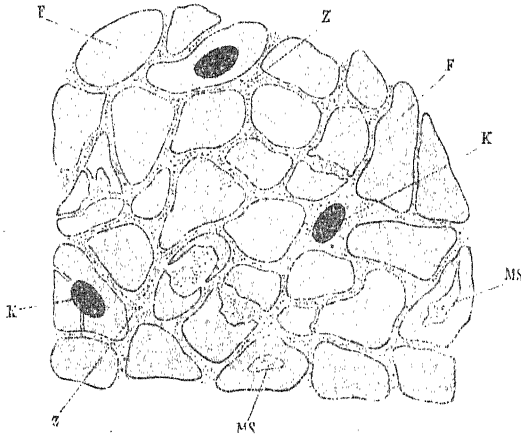
Wir sahen oben, daß die Bindegewebszellen oft durch lange und dünne Fortsätze verbunden sind. In andern Fällen sind diese Zellanastomosen so kurz und dick, daß eigentliche Zellkörper kaum mehr zur Unterscheidung kommen, sondern die Bindegewebslagen wieder nur den Eindruck einer vielkernigen einheitlichen, nur vielfach durchlöcherten Protoplasamasse machen, so in den Fig. 49—51, von denen die eine dem Lehrbuch von KÖLLIKER entnommen ist, während die beiden andern aus der schon öfter erwähnten Abhandlung SCHUBERGS stammen und echte Bindegewebszellen resp. Pigmentzellen aus den Kiemen vom Axolotl wiedergeben.



Textfig. 51.

Netzförmig verbundene farblose Pigmentzellen aus der äußeren Partie der mittleren Coriumlage. Flächenansicht. Aus einem Tangentialschnitt durch die Haut. Axolotl, 137 mm lang. Aus SCHUBERG, Untersuchungen über Zellverbindungen. Diese Zeitschr. Bd. LXXIV.

Auch die Muskelzellen verschmelzen oft vollständig miteinander, infolgedessen das Sarkoplasma der ganzen Muskellage als zusammenhängende Protoplasma-lage erscheint, so bei den Mollusken (vgl. Textfig. 52), Chätopoden, Nematoden und Echinorhynchen (vgl. Ausführliches unten S. 88 ff.).



Textfig. 52.

Anodonta. Schließmuskel, quer. *F*, kontraktile Substanz; *K*, Kern; *MS*, Marksubstanz; *Z*, zwischen den Muskelfasern liegende Substanz. Aus WACKWITZ, Beiträge zur Histologie der Molluskenmuskulatur usw. Zool. Beitr. III. Bd.

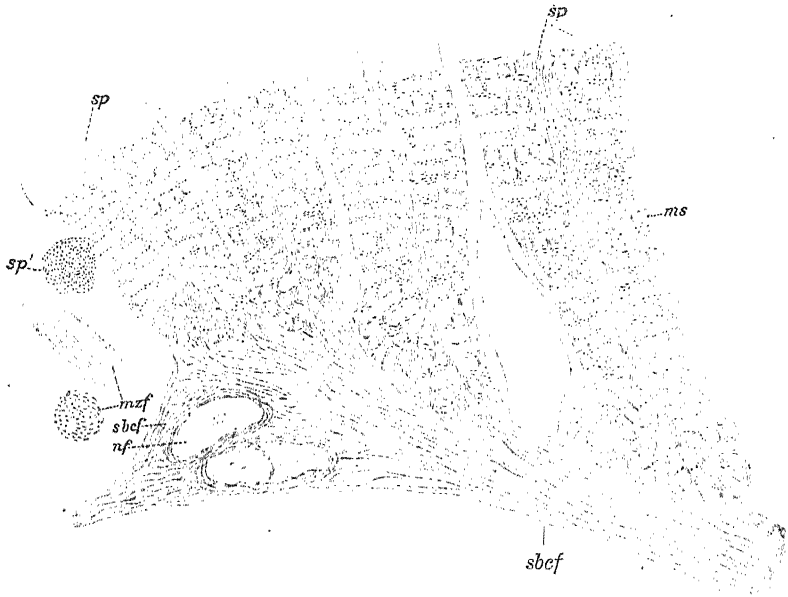
b. Verschiedenartige Gewebszellen verschmelzen.

Hier ist zunächst der engen oben (S. 41 ff.) eingehend geschilderten Beziehungen der Ganglienzellen und Eizellen zu ihren Hüll- bzw. Hilfszellen, d. h. einerseits zu den Neuroglia-, anderseits zu den Nährzellen oder Wachstumzellen zu gedenken, sei es, daß die letzteren follikelartig angeordnet sind, sei es, daß sie ganz regellos die Ganglien- bzw. Eizellen umhüllen. In beiden Fällen verschmelzen die Hüllzellen oder besser Hüllsyncytien (vgl. oben) in breiter Fläche mit den Ganglienzellen bzw. Eizellen (vgl. Textg. 21, 22, 24 auf S. 44 und die Fig. 7, 8, 12 auf Taf. I). Wie eng dieser Zusammenhang ist, geht aus der oben schon betonten Tatsache hervor, daß die Hüllzellen bzw. Hüllsyncytien mit ihren Kernen oft mehr oder weniger tief in den Ganglienzell- bzw. Eizellkörper eindringen (vgl. Ausführlicheres unten S. 81—83).

Drittens sind anzureihen die Samenzellen und ihre Nährzellen, deren ich oben auch schon gedacht habe. Beide Arten von Zellen verschmelzen an ihrer Oberfläche oft so vollständig miteinander, daß sie ebenfalls als ein Syncytium erscheinen, welches verschiedene

Arten von Kernen enthält, wie dies besonders deutlich bei der VERSONSchen Zelle in ihren Beziehungen zu den Spermatogonien hervortritt (vgl. Textfig. 20 auf S. 42). In fast allen einschlägigen Arbeiten wird übereinstimmend betont, daß die VERSONSche Zelle oft kontinuierlich in das Protoplasma der Spermatogonien übergeht, so daß eine Grenze zwischen beiden nicht zu ziehen ist.

Ein gleich enger Konnex besteht schließlich häufig zwischen den Muskelzellen und dem anliegenden Gewebe. Besonders ausgebildet ist derselbe bei den Nematoden zwischen der Muskulatur und der Subcuticula. Bei *Ascaris* treten die Fasern der Subcuticula an der Basis der Muskelzellen allenthalben in die letzteren über (vgl. Textfig. 53), in ganz ähnlicher Weise, wie die Neurogliafasern in die



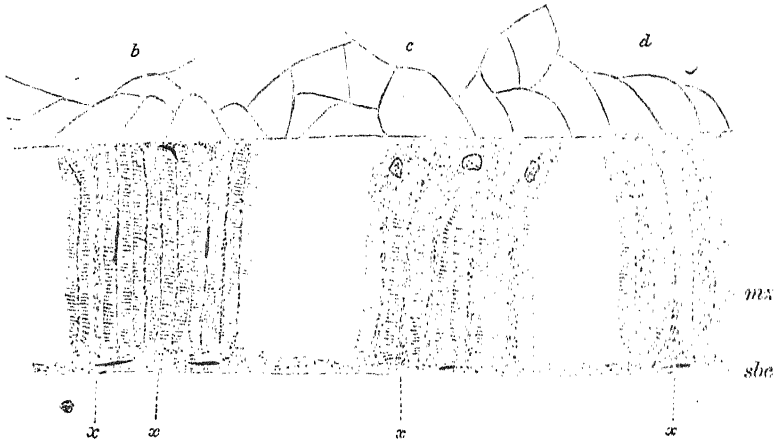
Textfig. 53.

Ascaris megalocephala. Querschnitt durch den basalen Abschnitt der Längsmuskulatur und die benachbarte Subcuticula. ms, Muskelsülchen; sbef, Subcuticularfasern. Aus ROHDE, Muskel und Nerv. I. *Ascaris*. Zool. Beitr. III.

Ganglienzellen. Auf diesen engen Konnex von Muskelzelle und Subcuticula habe ich vor Jahren zuerst aufmerksam gemacht¹. Er ist seitdem von verschiedenen Seiten bestätigt worden. Noch deutlicher als bei *Ascaris* ist der Zusammenhang zwischen Muskulatur und

¹ ROHDE, Muskel und Nerv. I. *Ascaris*. Zool. Beitr. III. Bd. Heft 2. 1892. Vgl. hier auch die vielen hierauf bezüglichen Photographien.

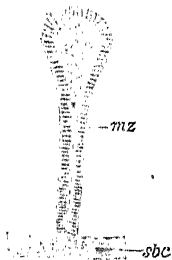
Subcuticula bei den niederen Nematoden, besonders bei *Gordius*. Hier fehlt die kontraktile Substanz an der Basis der Muskelzelle oft ganz, diese erscheint dann nach der Subcuticula zu ganz offen, d. h. sie geht in letztere in breiter Fläche über, wie dies die Textfig. 54 und 55 demonstrieren¹.



Textfig. 54.

Gordius tolosanus. Hautmuskelschlauch, quer. Aus ROHDE, Muskel und Nerv. III. *Gordius*. Zool. Beitr. Bd. III.

In genau derselben Weise wie in die Muskelzellen treten die Subcuticularfasern von *Ascaris* auch in das große Seitengefäß ein, so daß der ganze Hautmuskelschlauch von *Ascaris* ein großes Syncytium repräsentiert. Dies wird von ZUR STRASSEN² auch für *Bradynema rigidum* bestätigt. In der Textfig. 56, welche einen Querschnitt durch das Vorderende von *Bradynema* darstellt, erscheint der ganze Nematod als eine einheitliche vielkernige Protoplasmamasse.



Textfig. 55.

Gordius (Preslia?). Muskelzelle (mx) und Subcuticula (sbc) quer. Aus ROHDE, Muskel u. Nerv. III. *Gordius*. Zool. Beitr. Bd. III.

C. Verschiedene Zellen beteiligen sich am Aufbau einer Zelle.

Unter dieser Rubrik ist zunächst die befruchtete Eizelle zu nennen, welche ein Produkt der reifen Eizelle und des Spermatozoons ist.

Aber auch schon vor der Befruchtung beteiligen sich oft

¹ Vgl. ROHDE, Muskel u. Nerv. III. *Gordius*. Zool. Beitr. III. Bd. II. 3. 1892.

² O. ZUR STRASSEN, *Bradynema rigidum*. Diese Zeitschr. 1892.

verschiedene Zellen an dem Aufbau der Eizelle. Dies gilt für die vielen Fälle, in denen, wie oben (S. 41 ff.) schon des weiteren ausgeführt worden ist, die Eizelle sich mit Wachstumszellen vereinigt. Ein solcher Fall tritt besonders deutlich z. B. bei *Synapta* nach C. SCHNEIDER¹ ein. Hier ist (vgl. Textfig. 57—60) die junge Eizelle, welche SCHNEIDER als Urei bezeichnet, rings umgeben von einer Anzahl Zellen, welche wieder als ein vielkerniges Syncytium erscheinen und von SCHNEIDER als Wachstumszellen bezeichnet werden. Diese verschmelzen später (vgl. Textfig. 58) derartig mit dem Urei, daß das Mutterei (Textfig. 59), wie SCHNEIDER das fertige Ei nennt, nur als eine einzige Zelle erscheint.

Solche Verhältnisse sind aber im Tierreich sehr verbreitet. Denn wie wir oben gesehen haben, treten sehr oft die Follikelzellen tief in das Innere der Eizelle und vereinigen sich derartig eng mit dem Protoplasmakörper der letzteren, daß oft nur noch ihre kleinen Kerne zu unterscheiden sind, welche allenthalben im Ei neben dem großen eigentlichen Eikern, oft dicht neben diesem, auftreten. Das gilt z. B. von den Testazellen der Ascidien (vgl. Textfig. 22, S. 44). Diese werden von einigen als Abkömmlinge der Eizelle resp. die Testakerne als Teilprodukte des Eikerns aufgefaßt, in den neueren Arbeiten wird aber allgemein die Ansicht vertreten, daß die Testazellen nur umgewandelte Follikelzellen darstellen. Ganz ähnlich liegen die Verhältnisse bei dem Ei der Mollusken, wie die Textfig. 23 (S. 44) beweist.

Von manchen Autoren wird der Sachverhalt so gedeutet, als wenn es sich nur um eine Phagocytose von Follikelzellen bzw. Nährzellen seitens der Eizelle handelt. Da aber die Beobachtung vorliegt, daß die im Innern des Eikörpers auftretenden, von den Nährzellen übrigbleibenden Kerne sich noch teilen können, so halte ich es für zweifellos, daß hier eine Verschmelzung verschiedener Zellarten, nicht aber lediglich eine Phagocytose vorliegt, wie ich schon oben ausgeführt habe. KORSCHOLT und HEIDER² betonen, daß die Bedeutung der Testazellen ganz dunkel ist. Bei der von mir vertretenen Auffassung finden sie leicht ihre Erklärung.

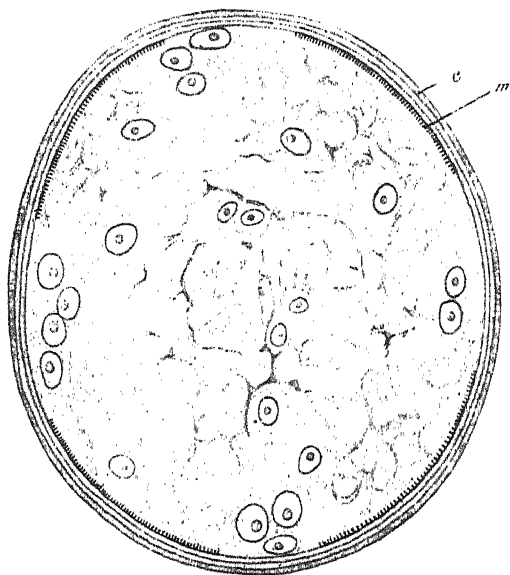
Eine gleiche Ansicht, wie ich bezüglich der intracellulären kleinen Kerne des Eies, vertritt auch EISIG auf Grund seiner histogenetischen Untersuchungen an den Eiern der Capitelliden. Er sagt diesbezüglich³:

¹ SCHNEIDER, Vergleichende Histologie.

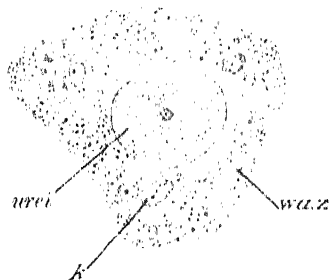
² KORSCHOLT u. HEIDER, Vergleichende Entwicklungsgeschichte. Allgem. Teil. 1902.

³ Fauna und Flora von Neapel. XVI.

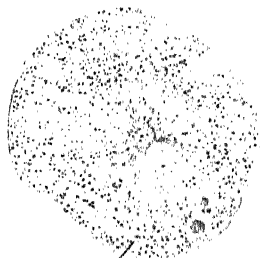
»Wir haben gesehen, wie bei den Capitelliden die Eibildung derart von statten geht, daß sich die Kerne einzelner Zellterritorien des



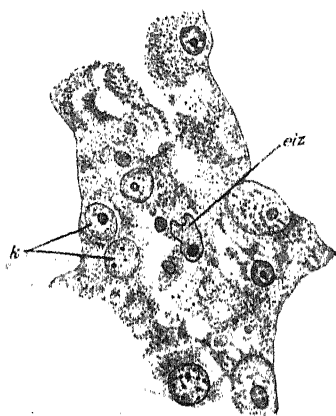
Textfig. 56.



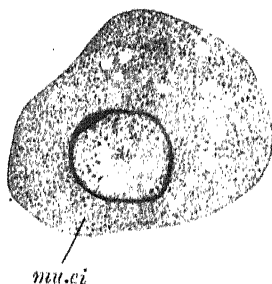
Textfig. 57.



Textfig. 58.



Textfig. 60.



Textfig. 59.

Fig. 56. *Bradynema rigidum*. Vorderende, quer. c, Cuticula; m, Muskulatur. Aus O. ZUR STRASSEN, *Bradynema rigidum*. Diese Zeitschr. Bd. LIV.

Fig. 57, 58, 59. *Synapta digitata*. Entwicklung der Eizellen. urei, Urei; wa.z, Wachstumszellen; k, Kern der Wachstumszellen. Fig. 57, Urei noch selbständig, Fig. 58, in Verschmelzung, Fig. 59, Mutterei. Fig. 60. *Tubularia mesembryanthemum*. Wachstum der Eizellen. eiz, Eizelle in Verschmelzung mit Wachstumszellen (k, Kerne derselben) begriffen. Fig. 57–60 aus SCHNEIDER, Vergl. Histologie.

Genitalplattensyncytioms bedeutend vergrößern (zu Keimbläschen umbilden), und daß die zugehörigen Zellterritorien so lange, bis die

Bildung einer Dotterhaut erfolgt, durch unmittelbare Einverleibung angrenzender, steril gebliebener Syncytiumpartien wachsen. Dieser (temporäre) Wachstumsmodus wurde aus der Tatsache erschlossen, daß junge Eier kurz vor, oder kurz nach der Dotterhautentstehung innerhalb ihrer bereits wohl individualisierten Zellsubstanz noch mehr oder weniger deutliche Kerne erkennen ließen, welche durchaus mit denjenigen des angrenzenden Syncytiums übereinstimmten.«

Zu einer ähnlichen Auffassung bekennen sich ferner DOFLEIN¹ und LABBÉ¹ für die Eier der Tubularien. Ich habe dies schon oben betont, und werde in dem allgemeinen Teil noch einmal darauf zurückkommen.

Zugunsten dieser Erklärung der bei der Entstehung der Eizellen auftretenden Hilfszellen, d. h. für eine Deutung der letzteren als Wachstumszellen sprechen auch die Verhältnisse bei den Ganglienzellen. Hier sind es die Neurogliazellen, die in manchen Fällen ebenfalls äußerst zahlreich in die Ganglienzellen eintreten und in dem Protoplasma der letzteren derartig aufgehen, daß nur noch ihre Kerne übrig bleiben. Nach meinen oben ausführlich mitgeteilten Befunden erscheint es zweifellos, daß die Neurogliazellen die Ganglienzelle mit aufbauen helfen in dem Sinne, daß man die Ganglienzelle als ein Produkt von mehreren qualitativ verschiedenen Zellen auffassen muß. Vollauf bestätigt wird diese Auffassung durch die histogenetischen Untersuchungen GOETTES über die Spinalganglien der Unke (vgl. Ausführlicheres oben S. 22), welcher hier fast genau dieselben Verhältnisse konstatieren konnte, wie sie EISIG bei der Entwicklung der Eier der Capitelliden fand (vgl. auch oben S. 46).

Gedacht sei auch der Auffassung KRONTHALS² über die Entstehung der Ganglienzellen. Auch er sah im Innern der Ganglienzellen die Neurogliazellen resp. Kerne, deutet dieselben aber als Leukocyten und glaubt, daß alle Ganglienzellen aus verschmelzenden Leukocyten hervorgehen. »Die Nervenzellen«, sagt er, »gehen dauernd unter und entstehen durch Verschmelzung von Leukocyten dauernd neu.«

FRAGNITO³ läßt ebenfalls die Ganglienzelle aus mehreren Zellen entstehen.

¹ l. c.

² KRONTHAL, Von der Nervenzelle usw. Jena 1902.

³ FRAGNITO, Centralblatt f. Nervenheilkunde u. Psychologie. 1899.

D. Aus einer Zelle gehen durch fortgesetzte Kernteilungen vielkernige Protoplasamassen hervor.

a. Die aus der Kernteilung hervorgehenden Kerne erscheinen gleich.

Hierfür finden sich schon bei den Protozoen Beispiele. So ist bekanntlich das junge Actinosphärium noch einkernig, wird aber durch vielfache Teilungen des ursprünglichen Kerns zu einer vielkernigen Protoplasamasse.

Auch bei den niederen Pflanzen treffen wir Vertreter dieser Gruppe. Hierher gehören die Cöloblasten, die zwar äußerlich schon eine komplizierte Gliederung zeigen, in Wurzeln, Stamm und Blatt gesondert sind (z. B. *Caulerpa*), in ihrem Innern aber noch keine Trennung in Zellen erkennen lassen, sondern eine ganz einheitliche Protoplasamasse darstellen, die viele Hunderte von Kernen enthält.

Von den Geweben der höheren Tiere sind die Muskelprimitivbündel der Wirbeltiere hier zu nennen. Sie gehen nach der heute herrschenden Anschauung (vgl. Näheres unten) je aus einer einzigen Zelle hervor, deren Kern im weiteren Verlauf der Entwicklung in eine Unzahl kleiner Kerne (die Muskelkörperchen) zerfällt.

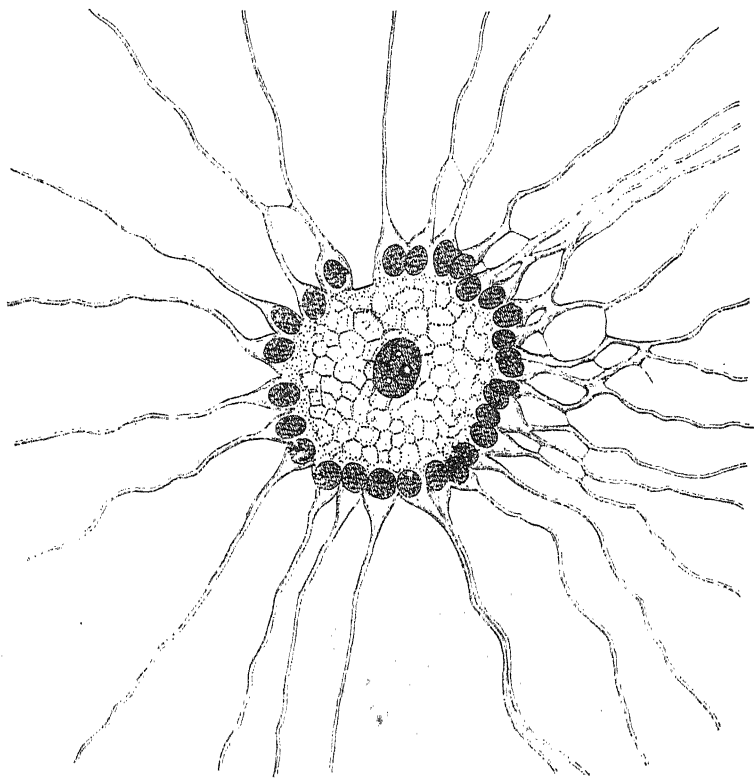
Ähnlich liegen die Verhältnisse bei manchen Eiern, so denen der Insekten, deren Furchungskern in eine große Zahl von Kernen zerfällt, die im Innern des Eies liegen bleiben und erst später an die Oberfläche steigen, um die Furchung des Eies zu veranlassen. Vorübergehend stellt also auch das Ei der Insekten nur ein mehrkerniges Syncytium dar.

Dasselbe gilt von dem Embryosack der Phanerogamen, dessen protoplasmatischer Wandbelag anfangs auch viele Hunderte von Kernen enthält, die alle aus einem Mutterkern hervorgegangen sind. Erst später erfolgt die Differenzierung von Zelleibern.

Ebenso entstehen auch bei der Fragmentierung der Kerne oft dadurch, daß die Zellteilung eine Zeitlang ausbleibt, in gleicher Weise wie bei den eben geschilderten von Karyokinese begleiteten Teilungsvorgängen vielkernige Protoplasamassen. Das bekannteste Beispiel hierfür sind die Riesenzellen unter den Lymphzellen. Dasselbe gilt von den oben beschriebenen Riesenganglienzellen der Gastropoden, z. B. *Limax* (vgl. Textfig. 28 S. 56). Hierher sind schließlich auch die untergehenden resp. sich verjüngenden larvalen Muskelzellen der Insekten zu stellen, die KARAWAIEFF beschrieben hat (vgl. oben S. 64/65 und Textfig. 30 u. 31).

b. Die Kerne sind ungleich.

Ganz analoge Verhältnisse wie im Insektenei spielen sich bei der Entwicklung der Chromatophore der Cephalopoden nach CHUN¹ ab. Die Chromatophore (Textfig. 61) stellt eine Zelle dar



Textfig. 61.

Junge Chromatophore mit großem Zentralkern und vielen peripheren kleineren Kernen. Aus CHUN, Über die Natur und die Entwicklung der Chromatophoren bei den Cephalopoden. Verhandl. d. Deutsch. Zoolog. Gesellsch. 1902.

und besteht aus einem großen Zentralkern und vielen kleinen Kernen, welche peripher am Grunde der kontraktile Radiärfasern liegen, die Teile der Chromatophorenzelle sind. Alle diese Kerne, sowohl der große zentrale als die vielen peripheren, gehen aus einem einzigen Kerne hervor. Die aus diesem entstandenen jungen Kerne bleiben genau wie bei der Furchung des Insekteneies eine Zeitlang

¹ CHUN, Über die Natur und die Entwicklung der Chromatophoren bei den Cephalopoden. Verhandl. d. Deutsch. Zoolog. Gesellsch. 1902.

im Inneren der Zelle dicht beieinander liegen, rücken dann aber, wie CHUN betont, wie mit einem Schlage auseinander, um sich an der Peripherie der Chromatophore kranzförmig anzuordnen. Nur ein Kern »bleibt im Zentrum der Chromatophore zurück. Er zeichnet sich durch ein bis drei große stark lichtbrechende Kernkörper aus, während diejenigen der peripher gelegenen fein granulierten Kerne sich kaum von den sonstigen Granulationen unterscheiden. Auf späteren Stadien tritt der Unterschied zwischen dem homogenen, meist kugelig gestalteten Zentralkern mit seinen auffällig großen Kernkörperchen . . . und den peripheren, gewöhnlich ovalen und fein granulierten, kleineren Kernen immer deutlicher hervor.« CHUN resümiert seine Resultate am Ende seiner Arbeit folgendermaßen: »Das wichtigste Ergebnis . . . ist die an der Hand der Entwicklungsgeschichte gewonnene Auffassung von dem morphologischen Wert der Chromatophore. Sie wird nicht durch ein sekundäres Zusammentreten ursprünglich getrennter zelliger Elemente gebildet, sondern repräsentiert eine einzige kompliziert gestaltete und mit zahlreichen Kernen ausgestattete Zelle. Nur ein größerer, abweichend gestalteter Kern bleibt im Zentrum der Chromatophore liegen, während die übrigen peripher auseinander rückend die Zentren für die kontraktile Ausläufer abgeben. Die Ähnlichkeit mit dem Bau der Protozoen ist eine so sinnfällige, daß der Vergleich sich ohne weiteres aufdrängt. Wüßten wir nicht, daß bei mehrzelligen Tieren Zellen vorkommen, welche vielseitige Leistungen ausüben und diese auch durch ihren äußeren Bau dokumentieren — es sei nur an die Nesselzellen der Cölenteraten erinnert — so möchten wir mit Recht befremdet sein, daß selbst noch bei den hochstehenden Cephalopoden radiär angeordnete Muskelfasern mit einem zentralen Pigmentkörper im Rahmen einer einzigen durch die verschiedene Beschaffenheit ihrer Kerne charakterisierten Zelle auftreten.«

Den Protozoen gegenüber zeigt die Chromatophore insofern einen erheblichen Fortschritt in ihrem Bau, als sie zwei qualitativ ganz verschiedene Kernarten enthält.

Der CHUNSchen Chromatophore möchte ich die VERNONSche Zelle an die Seite stellen (vgl. Textfig. 20, S. 42). Von dem Kern derselben schnüren sich nach ihrem Entdecker VERNON¹ kleine Kerne ab, die längere Zeit in dem Protoplasma der VERNONSchen Zelle liegen bleiben, später aber zu Zentren der sich von der VERNONSchen

¹ VERNON, Zur Spermatogenese. Zoolog. Anz. XII. Bd. 1889. — Zur Spermatogenesis bei der Seidenraupe. Diese Zeitschr. LVIII. Bd. 1894.

Zelle abschnürenden Spermatogonien werden. Diese Auffassung wird auch von CHOŁODKOWSKY¹ geteilt. Nach den Untersuchungen von TOYAMA², TICHOMIROW³, v. LA VALETTE⁴ und GRÜNBERG⁵ stellt die VERNONSche Zelle nicht die Mutterzelle der Spermatogonien, sondern eine Nährzelle und nach v. LA VALETTE nichts andres als eine umgewandelte Spermatogonie dar. Die VERNONSche Zelle und die Spermatogonien wären demnach Geschwisterzellen. Auch KORSCHOLT und HEIDER⁶ nehmen an, daß erst später eine Vereinigung von VERNONScher Zelle und Spermatogonien erfolgt, d. h. daß letztere sich erst sekundär an die VERNONSche Zelle anlegen, ähnlich wie die Samenzellen der Mollusken an die Basalzellen. Nach den Abbildungen und der Beschreibung von TOYAMA, v. LA VALETTE und GRÜNBERG glaube ich, daß wir es bei der Entstehung von VERNONScher Zelle und Spermatogonien mit einem Syncytium ähnlicher Art, wie bei der Chromatophore CHUNS zu tun haben, d. h. mit einer mehrkernigen Protoplasmanasse, deren Kerne möglicherweise aus einem einzigen hervorgegangen, jedenfalls ursprünglich alle gleich sind, später sich aber nach verschiedenen Richtungen differenzieren, d. h. einerseits in den Kern der VERNONSchen Zelle, entsprechend dem Zentralkern der CHUNSchen Chromatophore, anderseits in die Spermatogonienzellen, welche den peripher am Grunde der kontraktile Radiärfasern gelegenen Kernen der CHUNSchen Chromatophore analog sind, nur mit dem Unterschied, daß diese kleinen Kerne der VERNONSchen Zelle zu Zentren sich ablösender Zellen, d. h. der Spermatogonien werden. Denn erstens sehen wir in der auch von KORSCHOLT in sein Lehrbuch aufgenommenen einschlägigen Abbildung von TOYAMA (Textfig. 20, S. 42) im Innern der VERNONSchen Zelle nicht nur ausgebildete Spermatogonien, sondern auch, ganz ähnlich wie es VERNON und CHOŁODKOWSKY beschrieben haben, freie Kerne von demselben Bau wie die Kerne der Spermatogonien, zweitens geben GRÜNBERG und

¹ CHOŁODKOWSKY, Zur Frage über die Anfangsstadien der Spermatogenese bei den Insekten. Zool. Anz. XVII. Bd. 1894.

² TOYAMA, On the Spermatogenesis of the Silk Worm. Bull. Imp. Univ. Coll. of Agric. II Vol. 1894.

³ TICHOMIROW, Zur Anatomie des Insektenhodens usw. Zool. Anz. XXI. Bd. 1898.

⁴ LA VALETTE ST. GEORGE, bes. Zur Samen- und Eibildung beim Seidenspinner. Arch. f. mikr. Anat. L. Bd. 1897.

⁵ GRÜNBERG, Untersuchungen über die Keim- und Nährzellen in den Hoden und Ovarien der Lepidopteren. Diese Zeitschr. LXXIV. Bd. 1903.

⁶ KORSCHOLT u. HEIDER, Vergleichende Entwicklungsgeschichte der Wirbellosen. Allgem. Teil. II. Aufl. 1902.

v. LA VALETTE übereinstimmend an, daß das Plasma der Versonschen Zelle oft unterschiedslos in den Zelleib der Spermatogonien übergeht, was auch aus den verschiedensten Figuren der GRÜNBERG'schen Arbeit deutlich hervorgeht; drittens betont GRÜNBERG, daß anfangs der Kern der Versonschen Zelle genau so wie die Spermatogonienkerne gebaut ist, so daß die Versonsche Zelle als solche überhaupt kaum zu unterscheiden ist, wie dies auch CHUN von den Kernen der Chromatophore betont (vgl. auch oben S. 65 die Befunde PETERS bez. der Fußzellen der Wirbeltiere).

E. In Syncytien, die durch Verschmelzung qualitativ gleicher Zellen entstanden sind, differenzieren sich qualitativ verschiedene Kerne bew. Zellen.

Einschlägige Verhältnisse werden von GRÜNBERG¹ von den sich entwickelnden Geschlechtsorganen der Lepidopteren gemeldet. Hier verschmelzen im Eierstock die Keimzellen (Oogonien), welche, wie GRÜNBERG betont, noch ein völlig gleichwertiges Zellmaterial darstellen und anfangs mehr oder weniger deutlich gesondert erscheinen, später zu einer einheitlichen Protoplasmanasse, deren Kerne sich teils zu Keimbläschen, teils zu Nährzellkernen (teils zu Follikelzellkernen)² differenzieren.

Es spielen sich also im Insektenovarium insofern ganz ähnliche Vorgänge ab, wie wir sie eben bei der Spermatogenese kennen gelernt haben, als in beiden Fällen eine verschiedene Differenzierung der ursprünglich gleichen Kerne einer einheitlichen Protoplasmanasse eintritt.

Gleiche Beobachtungen wie bei den Geschlechtszellen, besonders den Eiern, der Insekten liegen von GOETTE bezüglich der Spinalganglien der Wirbeltiere vor. Hier differenzieren sich Ganglienzellen und Neurogliazellen ebenfalls in einer einheitlichen Protoplasmanasse, die durch Zusammenfließen von untereinander gleichwertigen Embryonalzellen entstanden ist (vgl. Ausführliches oben S. 22).

Zu einer gleichen Auffassung bin ich in den letzten Jahren betreffs der Histogenese der glatten Muskelfasern gekommen:

¹ l. c.

² KORSCHOLT nimmt wohl mit Recht an, daß bei den Insekten auch die Follikelzellen denselben Ursprung haben wie die Eizellen. Auch PAULCKE führt alle Zellelemente des Ovariums (von *Apis mellifica*) auf die indifferenten Zellen der Keimzone zurück.

Vergleichend-histologischer Exkurs über das glatte Muskelgewebe.

Bezüglich der glatten Muskelfasern wird sowohl für die Wirbeltiere wie für die Wirbellosen heute allgemein die Ansicht vertreten, daß sie je einer Zelle entsprechen, d. h. durch Auswachsen einer einzigen Embryonalzelle entstehen. Ich selbst habe vor Jahren¹ die gleiche Auffassung auf Grund sehr eingehender Untersuchungen besonders der Chätopoden verfochten. Seit dieser Zeit habe ich tieferen Einblick in den Bau der glatten Muskulatur bei den verschiedensten Tierklassen gewonnen und halte es heute für sehr wahrscheinlich, daß meine frühere Deutung der Befunde nicht das Richtige getroffen hat.

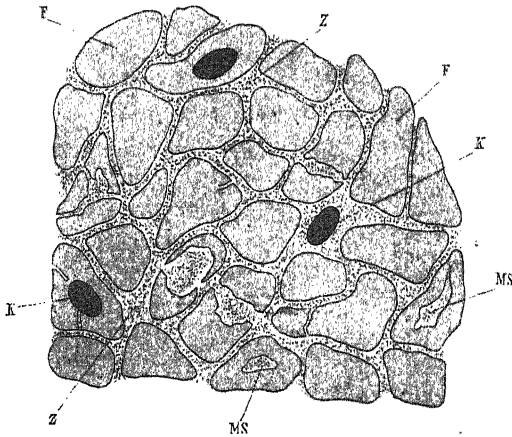
Ich erwähnte oben schon, daß in vielen Fällen die Muskelfasern, wie ich im folgenden meist die glatten Muskelzellen nennen will, mit ihrem Sarkoplasma in einen so innigen Konnex untereinander stehen, daß das Sarkoplasma der ganzen Muskellage als eine einheitliche Protoplasmamasse erscheint. Dies trifft zunächst für viele Muskelfasern der Mollusken zu. So hat WACKWITZ² für den Schließmuskel von *Anodonta* (vgl. Textfig. 62 S. 90) und den Spindelmuskel von *Helix* nachgewiesen, daß die Muskelfasern in eine Zwischenmasse eingelagert sind, welche genau dieselbe Struktur, wie das zentrale Sarkoplasma der Muskelfaser zeigt und mit dieser in kontinuierlichem Zusammenhang steht, ferner daß in dieser Zwischensubstanz oft Kerne von genau derselben Größe, Form, Struktur und Färbbarkeit auftreten, wie sie die im Inneren der Muskelfaser vorkommenden Kerne aufweisen, kurz, daß die ganze Muskellage eine einheitliche kernhaltige Sarkoplasma- darstellt, um deren Kerne an vielen Stellen Muskelzylinder d. h. die Muskelfasern zur Differenzierung kommen, doch so, daß das von diesen umschlossene Sarkoplasma in offener Kommunikation mit der ganzen Protoplasmamasse bleibt, ganz ähnlich wie ja auch bei den Syncytien der Insektenovarien und der Spinalganglien um die Kerne als Zentren Zellen (Spermatogonien und Ganglienzellen) zur Differenzierung kommen.

Genau dieselben Verhältnisse kehren bei manchen Chätopoden wieder, am deutlichsten bei *Phreoryctes* (vgl. Textfig. 63). Auch hier erfüllt das Sarkoplasma nicht nur den Innenraum der Muskelfasern, sondern auch die Zwischenräume, mit andern Worten: intra- und

¹ RÖHDE, Die Muskulatur der Chätopoden. Zool. Beitr. I. Bd. 1885.

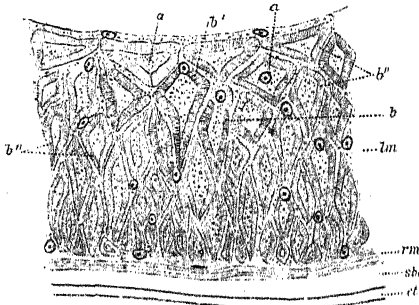
² WACKWITZ, Beiträge zur Histologie der Molluskenmuskulatur usw. Zool. Beitr. III. Bd. 1891.

extracelluläres Sarkoplasma bilden eine einheitliche Masse, auch hier kommen die Kerne dieses Sarkoplasmas bald im Innern der Muskelfasern, bald zwischen diesen ganz regellos zerstreut vor.



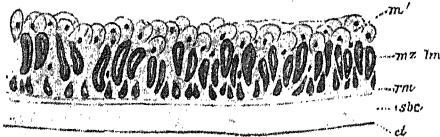
Textfig. 62.

Anodonta. Schließmuskel quer. F, kontraktile Substanz; K, Kern; M.S., Marksubstanz der Muskelfasern; Z, Zwischensubstanz der Muskelfasern. Aus Wackwitz, Beiträge zur Histologie der Molluskenmuskulatur. Zool. Beitr. III. Bd.



Textfig. 63.

Phricoryctes Menkeanus. Hautmuskelschlauch, quer.



Textfig. 64.

Tubifex. Hautmuskelschlauch quer.

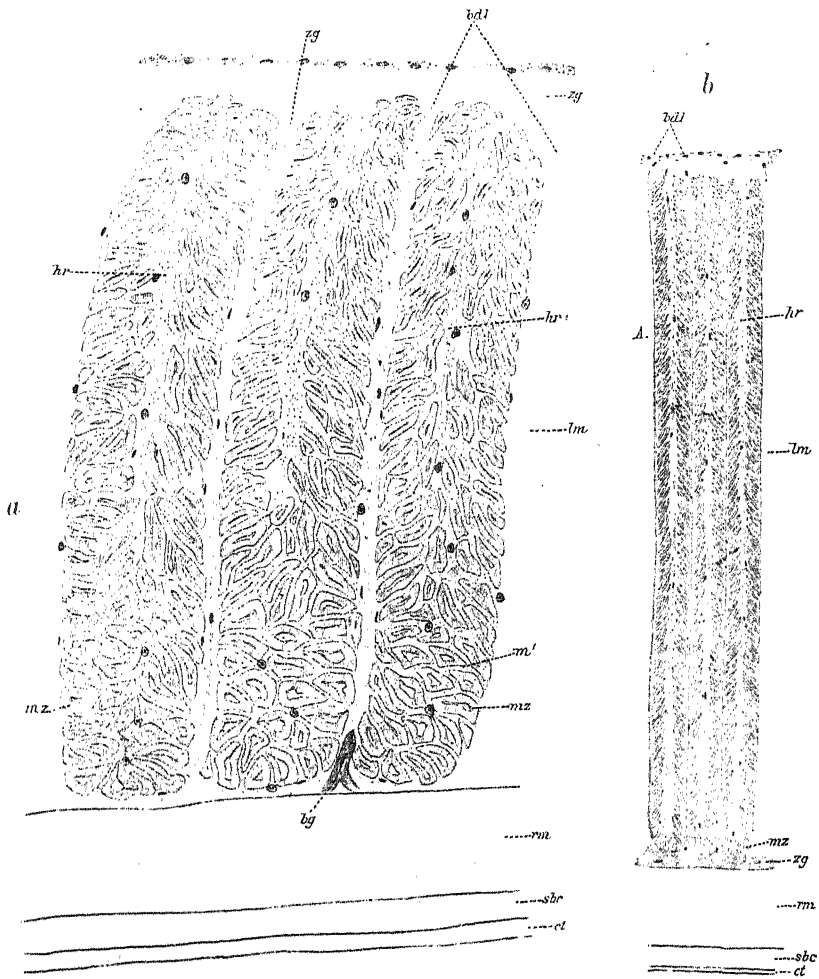
Aus Rohde, Die Muskulatur der Chätopoden. Zool. Beitr. Bd. I

diesen Befund, den ich aber schon in meiner ersten diesbezüglichen Arbeit¹

Noch mehr sprechen die Befunde bei den übrigen Chätopoden gegen die Zellnatur der Muskelfasern. Hier liegen die Muskelfasern ebenfalls eingebettet in eine kernhaltige Protoplasmamasse, welche oft besonders an der Innenseite der Muskellage (m') zur mächtigen Entwicklung kommt (vgl. Textfig. 64) und von mir schon früher¹ stets als Bildungssubstanz der Muskelfasern aufgefaßt und bezeichnet worden ist. Die Muskelfasern der Chätopoden sind meist vollständig geschlossene Zylinder, die in ihrem Innern in weitaus der Mehrzahl der Fälle ganz substanzleer und kernlos erscheinen (vgl. Textfig. 64, 65). Nur in einigen ganz vereinzelt Fällen tritt auch im Innern der Muskelfasern ein Kern auf. Mit Rücksicht auf

¹ Rohde, Die Muskulatur der Chätopoden. I. c.

als sehr selten betonte, glaubte ich damals, daß die Muskelfasern je den Wert einer Zelle haben.

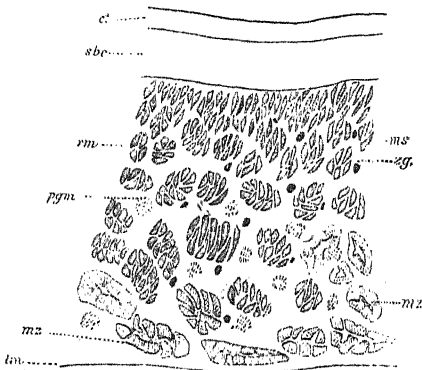


Textfig. 65 a und b.

Fig. 65 a. *Lumbricus agricola*. Hautmuskelschlauch, quer. — Fig. 65 b. *Lumbricus maximus*. Hautmuskelschlauch, quer. Aus Rönne, Die Muskulatur der Chätopoden. Zool. Beitr. Bd. I.

Gegen diese Auffassung ist folgendes einzuwenden. Erstens habe ich bei einer sehr großen Anzahl von Chätopoden (*Lumbriculus*, *Rhynchelmis*, *Tubifex*, *Lumbricus agricola*, *Lumbricus maximus*, *Lumbricus rubellus*, *Oriodrilus*, *Serpula*, *Protula*, *Spirographis*, *Sabella*, *Arenicola*, *Terebella*, *Nereis*, *Ammonocharis* u. a.) auch nicht ein einziges Mal im Innern der Muskelfasern einen Kern entdecken können,

obwohl ich auf diesen Punkt ganz besonders meine Aufmerksamkeit lenkte, während dagegen in dem die Muskelfasern einhüllenden Protoplasma die Kerne stets außerordentlich deutlich und in großer Menge sich fanden, ferner war das Innere der Muskelfasern in der Regel ganz substanzfrei, d. h. ohne jede Spur eines Sarkoplasmas. Bei derjenigen Art aber (*Lumbricus olidus*), deren Muskelfasern zentrale Kerne und zentrales Sarkoplasma besonders deutlich zeigten, stand der Inhalt dieser Muskelfasern wieder in direkter Kommunikation mit der Zwischensubstanz, und hatten die Kerne der letzteren den gleichen Bau wie die im Innern der Muskelfasern befindlichen, genau wie bei *Phreoryctes* und dem Schließmuskel von *Anodonta* resp. dem Spindelmuskel von *Helix*. Zweitens besitzen

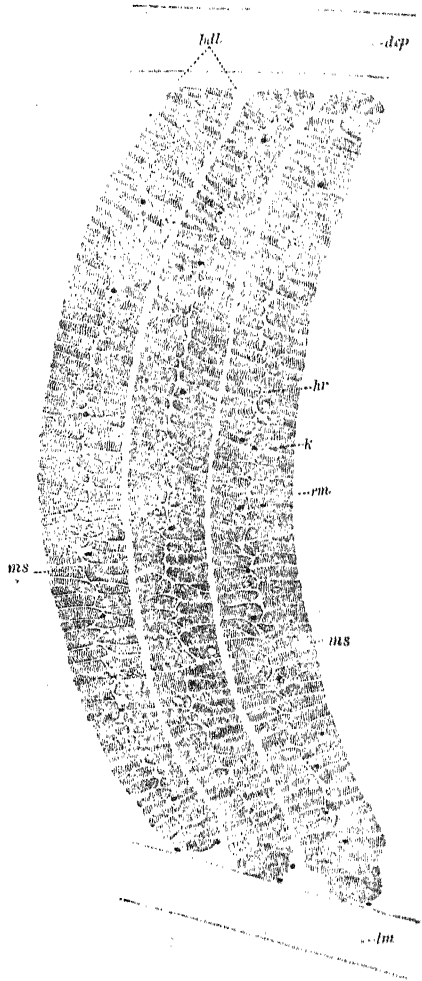


Textfig. 66.

Fig. 66. *Lumbricus agricola*. Hautmuskelschlauch, längs. *ct*, Cuticula; *mz*, Muskelfaser; *lm*, Längsmuskulatur; *rm*, Ringmuskulatur; *sbc*, Subcuticula; *ms*, Muskelsäulchen.

Fig. 67. *Lumbricus agricola*. Längsschnitt durch die Muskelmagenwand. *lm*, Längsmuskulatur, *rm*, Ringmuskulatur; *ms*, Muskelsäulchen; *bd*, Muskelküstchen.

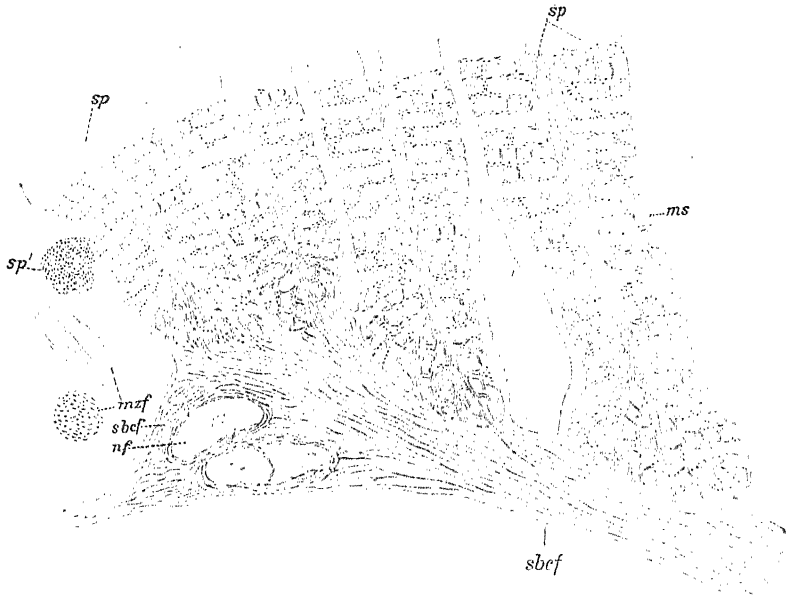
Fig. 66 u. 67 aus Rohde, Die Muskulatur der Chätopoden. Zool. Beitr. Bd. I.



Textfig. 67.

die Muskelfasern eine ganz auffallende Neigung der Länge nach in Stücke d. h. in »Muskelsäulchen« zu zerfallen (vgl. Textfig. 66). Drittens trifft man diese Muskelsäulchen häufig, so besonders in der

Ringmuskulatur (vgl. Textfig. 66) von *Lumbricus*, als vollständig selbstständige Elemente und ganz regellos nebeneinander gelagert. Früher¹ glaubte ich, daß die Muskelfasern das Primäre wären und erst sekundär in die Muskelsäulchen zerfielen. Viel wahrscheinlicher ist es, daß die Muskelsäulchen primär in dem kernhaltigen syncytialen Sarkoplasma der Muskellage entstehen und erst sekundär zu höheren



Textfig. 68.

Ascaris megalocephala. Querschnitt durch den basalen Abschnitt der Längsmuskulatur und die benachbarte Subcuticula. *ms*, Muskelsäulchen; *sbef*, Subcuticularfasern.

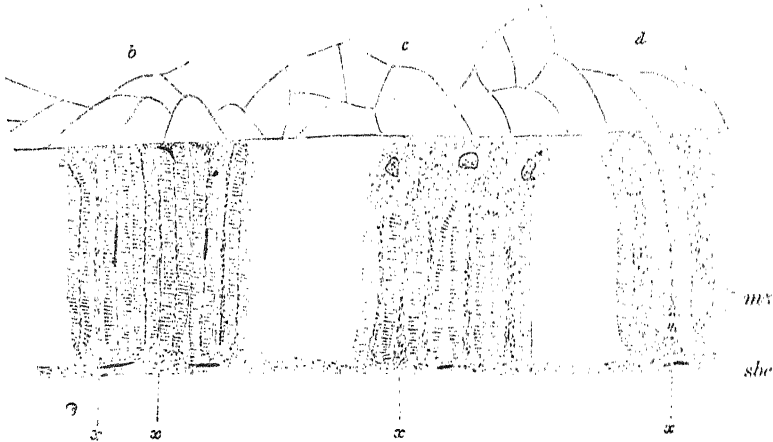
Aus ROHDE, Muskel und Nerv. I. Zool. Beitr. Bd. III.

Einheiten, d. h. zu den Muskelfasern zusammentreten. So würde sich am einfachsten die befremdliche Tatsache erklären, daß die Muskelfaser in der Regel im Inneren ganz substanzleer und ihre Rinde aus kleinen Stücken zusammengesetzt erscheint, letzteres oft in dem Maße, daß die Muskelfaser kaum mehr den Eindruck einer einheitlichen Bildung macht (vgl. Textfig. 66).

Eine starke Stütze findet diese meine Auffassung schließlich in dem Bau der Nematodenmuskelzelle. Nicht nur, daß hier die Muskelzellen durch ein sehr entwickeltes System von Intercellularbrücken miteinander in Kommunikation stehen (vgl. oben S. 73), treten sie auch, wie ich besonders deutlich für die großen Muskelzellen von

¹ ROHDE, l. c.

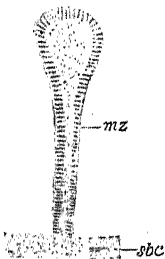
Ascaris und *Eustrongylus* nachweisen konnte, mit der Subcuticula, welche nach ZUR STRASSEN¹ eine mesodermale Bildung sein soll, in engsten Konnex, indem sie sowohl an ihrer Basis allenthalben in



Textfig. 69.

Gordius tolosanus. Hautmuskelschlauch, quer. *ct*, Cuticula; *mz*, Muskelzelle; *sbc*, Subcuticula. Aus Rohde, Muskel und Nerv. III. Zool. Beitr. Bd. III.

dieselbe übergehen (vgl. Textfig. 68), als auch ihre der Innervation dienenden Fortsätze mit der Medianlinie, die eine Bildung der Subcuticula ist, verschmelzen. Besonders ausgebildet ist dieser Zusammenhang von Muskulatur und Subcuticula bei den niederen Nematoden, namentlich bei



Textfig. 70.



Textfig. 71.

Fig. 70. *Gordius* (*Preslia*?). Muskelzelle (*mz*) und Subcuticula (*sbc*), quer. — Fig. 71. *Mermis*, quer. Hautmuskelschlauch. *mz*, Muskelzelle; *sbc*, Subcuticula. Fig. 70 u. 71 aus Rohde, Muskel und Nerv. II u. III. Zool. Beitr. III. Bd.

Gordius. Hier steht (vgl. Textfig. 69, 70), das zentrale Sarkoplasma der Muskelzellen oft in breiter Fläche mit der Subcuticula in Zusammenhang, andererseits bildet es häufig am innern Rand der Muskellage (vgl. bes. unterhalb von *c*) eine einheitliche mehrkernige Protoplasmamasse. Bisweilen trifft man auch zwischen den

Muskelfasern streifenartige Fortsätze der Subcuticula (*x*), welche bis zu der an der Innenseite der Muskelzellen sich ausbreitenden Sarkoplasmanasse

¹ O. ZUR STRASSEN, *Bradynema rigidum*. Diese Zeitschr. 1892.

ziehen, so daß also auch hier ganz ähnlich wie z. B. beim Schließmuskel von *Anodonta* (vgl. Textfig. 62, S. 90) die Muskelfasern rings von dem Bildungsgewebe umschlossen werden. Es besteht nur der Unterschied zwischen *Anodonta* und den Nematoden, daß bei letzteren eine verschiedene Differenzierung der Kerne des mehrkernigen Syncytiums eintritt, insofern die zu den Muskelfasern gehörigen Kerne zu besonderer Größe heranwachsen, ganz ähnlich wie bei den Insektenovarien nach GRÜNBERG und in den Spinalganglien nach GOETTE eine sehr verschiedene Ausbildung der ursprünglich gleichen Kerne erfolgt (vgl. oben S. 88). In der frühesten Jugend erscheinen die Muskelfasern der Nematoden, was ich bei *Ascaris* besonders deutlich verfolgen konnte, wie kleine oft mehrkernige Knospen der Subcuticula, die dieser innen ansitzen und später allmählich zu Muskelzellen heranwachsen, worüber ich an anderer Stelle noch ausführlich berichten werde.

In dem Darm von *Lumbricus* (vgl. Textfig. 67, S. 92) haben die Muskelemente *ms*¹ keinen innern Hohlraum. Sie entsprechen hier offenbar je einem Muskelsäulchen *ms*, wie sie in der Ringmuskulatur der Haut von *Lumbricus* isoliert vorkommen (vgl. Textfig. 66, S. 92) und in der Längsmuskulatur der Haut sich zu den Muskelfasern zusammensetzen.

Im Darm (vgl. Textfig. 67) wie in der Längsmuskulatur (vgl. Textfig. 65 *a* und *b*) der Haut wiederholen die Muskelsäulchen (Darm) resp. Muskelfasern (Längsmuskulatur der Haut) in ihrer Anordnung die Form der Muskelzelle der Nematoden (vgl. Textfig. 68, 69, 71), d. h. sie legen sich ebenfalls zu rinnen- oder kahnförmigen höheren Einheiten zusammen, welche VEJDOVSKÝ »Muskelkästchen« genannt hat. Es besteht nur der Unterschied, daß in der Nematodenzelle (vgl. Textfig. 68—71) das Sarkoplasma stark überwiegt und die kontraktile Substanz *ms* zurücktritt, offenbar im Zusammenhang mit der geringen Beweglichkeit der Tiere, während bei *Lumbricus* in der Längsmuskulatur der Haut (Textfig. 65) und noch mehr in der Darmmuskulatur (Textfig. 67) das Sarkoplasma stark schwindet und besonders in der letzteren sich oft nur noch in den Kernen erhält. Dagegen steht die Darmmuskulatur von *Lumbricus* insofern der *Ascaris*-Muskulatur wieder näher, als hier wie dort es solide Muskelsäulchen (*ms*) sind, welche die Rinde der »Muskelzelle« (*Ascaris*) resp. Muskelkästchen (*Lumbricus*) aufbauen, während in der Längsmuskulatur von *Lumbricus* dies Muskelfasern tun, die selbst wieder sekundär durch Zusammentritt von Muskelsäulchen entstanden sind.

¹ Vgl. RÖHDE, I. c.

Betont sei, daß die »Muskelzellen« von *Ascaris* (Textfig. 68) voneinander nicht schärfer getrennt sind, wie die die Form der *Ascaris*-Zelle wiederholenden Muskelkästchen des Darmes (Textfig. 67) und der Längsmuskulatur (Textfig. 65 *a* und *b*) von *Lumbricus*, man könnte letztere ebensogut auf den ersten Blick für Muskelzellen ansprechen, welche sich nur durch ihre Vielkernigkeit und die starke Entwicklung der kontraktilen Substanz resp. durch das starke Zurücktreten des Sarkoplasmas von den einkernigen Muskelzellen von *Ascaris* unterscheiden.

Die Muskelkästchen von *Lumbricus*, besonders des Darmkanals, erinnern anderseits stark an die Muskelprimitivbündel der Wirbeltiere. Den COHNHEIMschen Feldern der letzteren entsprechen in den Darmmuskelkästchen von *Lumbricus* (Textfig. 67) die Muskelsäulchen (*ms*), den Muskelkörperchen dagegen die vielen gleich kleinen, die Muskelkästchen allenthalben durchsetzenden Kerne (*k*). Dasselbe gilt von den Muskelkästchen der Längsmuskulatur (Textfig. 65), nur daß hier statt der Muskelsäulchen höhere Einheiten derselben, d. h. die Muskelfasern (*mx*) auftreten. Beide Muskelkästchen von *Lumbricus*, sowohl die des Darmes als der Längsmuskulatur, entstehen syncytial und haben nicht den Wert einer Zelle.

Möglicherweise wird ein gleiches später noch einmal von dem Muskelprimitivbündel der Wirbeltiere nachgewiesen werden. Die Ansichten über den Wert des letzteren haben im Laufe der Jahre sehr gewechselt und widersprechen sich heute noch stark. Anfangs glaubte man, daß sie ähnlich syncytial entstehen, wie ich es für die glatte Muskulatur annehme (WAGNER¹), dann bürgerte sich die heute noch herrschende Ansicht ein, daß die Muskelprimitivbündel aus einer Zelle hervorgehen, die vielfache Kernteilungen durchmacht; neuerdings ist auch dies wieder in Abrede gestellt worden und zwar sowohl von den Muskelprimitivbündeln der Wirbeltiere wie der Arthropoden², welche syncytial durch Verschmelzung einer Anzahl indifferenten Zellen entstehen sollen. Auch O. HERTWIG³ scheint anzunehmen, daß die Muskelprimitivbündel syncytial sich bilden.

Wir haben oben (S. 73) gesehen, daß die großen Muskelzellen der Nematoden (*Ascaris*) vielfach durch Intercellularbrücken miteinander in Kommunikation stehen. Solche Intercellularbrücken sind in der

¹ WAGNER, Die Entwicklung der Muskelfasern. Schriften der Gesellsch. zur Beförd. der ges. Naturw. zu Marburg 1869.

² SCHNEIDER, Vergleichende Histologie u. KARAWAIEFF, l. c.

³ HERTWIG, Die Zelle und die Gewebe. II. S. 38.

Neuzeit von vielen Autoren auch für die Muskelfasern der Wirbeltiere beschrieben, von andrer Seite aber bestritten worden¹. Die Befunde bei den Nematodenmuskulzellen scheinen mir stark für die Inter-cellularbrücken der glatten Muskelfasern der Wirbeltiere zu sprechen. Wahrscheinlich liegt auch bei diesen eine syncytiale Entstehung in dem oben geschilderten Sinne vor.

A. SCHNEIDER² hat also in seiner Gruppe der Holomyarier einen offenbar sehr verbreiteten Bildungsmodus der Muskulatur zuerst erkannt. Auch die Gebr. HERTWIG³ scheinen für ihre epitheliale Muskulatur eine syncytiale Verschmelzung der die Muskelfibrillen liefernden Epithelzellen anzunehmen. Wenigstens lassen einige ihrer diesbezüglichen Figuren dies schließen, wenn auch im Text nichts davon erwähnt wird. Betont sei aber, daß diesbezüglich kein Unterschied zwischen epithelialer und mesenchymatöser Muskulatur vorliegt. Denn auch bei letzterer entstehen die Muskelfasern oft genau wie bei der epithelialen (im HERTWIG'schen Sinne) syncytial, wie uns das der Schließmuskel von *Anodonta* und der Spindelmuskel von *Helix* gelehrt haben.

F. Die Gewebe entwickeln sich von vornherein syncytial.

Über einschlägige Verhältnisse berichtet KAISER in seiner sehr sorgfältigen Arbeit über die Echinorhynchen⁴. Hier enthält der Embryo einen zentralen Kernhaufen, richtiger ein zentrales kernhaltiges Syncytium, von welchem sich zweimal peripher je ein ebenfalls syncytial gebauter Protoplasmamantel ablöst, welcher das erste-mal die Hypodermis, das zweitemal die Muskulatur aus sich hervorgehen läßt. In letzterem Falle ist der zur Abschnürung kommende Protoplasmamantel ganz kernlos, erst später wandern am hinteren Ende von dem zentralen Syncytium aus Kerne in ihn hinein, wie überhaupt nach KAISER die Kerne in den Syncytien eine ungemeine Beweglichkeit zeigen. Sowohl in dem Hypodermis- wie in dem Muskelsyncytium kommen zwar Zellen später zur Differenzierung, aber nur vorübergehend, sie verschmelzen bald abermals zu einem Syncytium.

¹ Vgl. bes. HEIDENHAIN in MERKEL u. BONNET, Ergebn. I. c.

² A. SCHNEIDER, Monographie der Nematoden. 1866.

³ O. u. R. HERTWIG, Die Cölomtheorie. Jen. Zeitschr. f. Naturw. 1882.

⁴ KAISER, Die Acanthocephalen und ihre Entwicklung. Bibliotheca zoologica 1893.

G. In einer einheitlichen Grundmasse tritt eine verschiedenartige gewebliche Differenzierung ein.

Ich habe oben schon der unter der dicken Cuticula befindlichen Subcuticula der Nematoden gedacht. Sie (vgl. auf S. 93/94 Textfig. 68 bis 71 *sbc*) stellt eine einheitliche Protoplasmamasse dar, welche in regelloser Anordnung kleine Kerne bald zahlreicher, bald ganz spärlich enthält und sich aus einer körnig erscheinenden Grundsubstanz und aus Fasern zusammensetzt. Diese letzteren, welche ich in meinen früheren einschlägigen Arbeiten¹ stets »Subcuticularfasern« genannt habe, dringen bei *Ascaris* in die verschiedensten Gewebe ein, so besonders deutlich in die großen Muskelzellen an deren Basis (vgl. oben S. 79), so daß der ganze Hautmuskelschlauch ein einheitliches Syncytium darstellt.

Eine sehr interessante Differenzierung dieser Subcuticula stellt das Gewebe des Oesophagus dar, welcher eine Einstülpung der äußeren Haut ist. Das Oesophagusgewebe besteht (vgl. Fig. 31, Taf. III) gleich der Subcuticula aus einer mehr oder weniger körnig erscheinenden Grundsubstanz, welche nach innen, d. h. nach dem Lumen des Oesophagus zu, eine dicke Cuticularmembran (*ct*) absondert, entsprechend der Cuticula der äußeren Haut. Das Eigenartige des Oesophagus ist aber, daß diese Grundsubstanz von einer solchen Menge radiär angeordneter Muskelfibrillen (*mf*) durchzogen wird, daß man geneigt wäre, den ganzen Oesophagus als ein Muskelgewebe und die körnige Grundsubstanz desselben als ein Sarkoplasma anzusprechen, wenn man nicht einerseits wüßte, daß diese körnige Zwischen- resp. Grundsubstanz der Muskelfibrillen aus der Subcuticula hervorgeht, anderseits dieselbe Grundsubstanz von einem ebenfalls sehr entwickelten und sehr vielseitigen System von meist sehr dicken Stützfaseren (*stf*), welche den Subcuticularfasern der Haut entsprechen, überall durchzogen wird. C. SCHNEIDER² sagt sehr richtig hierüber: »Besondere Muskelkerne lassen sich dagegen nicht nachweisen. Sowohl die Stützfaseren wie auch die Muskelfibrillenbündel sind begleitet von einem undeutlich fädig strukturierten Gewebe, das am reichsten in der Umgebung der erwähnten Kerne und der Kantenfasern entwickelt ist. Es bildet gewissermaßen die Grundlage des

¹ ROHDE, Beiträge zur Kenntnis der Anat. der Nematoden. Zool. Beitr. I. Bd. — Muskel und Nerv. Ibid. III. Bd.

² SCHNEIDER, Vergleichende Histologie.

ganzen Ösophagealgewebes und die erwähnten Myo- und Stützfibrillen erscheinen als Differenzierungen desselben.«

Eine einheitliche Protoplasamasse liefert also gleichzeitig erstens eine dicke Cuticula, zweitens sehr starke Stützfaser und drittens Muskelfibrillen, welche nach manchen Autoren sogar quergestreift sein sollen. Es kehren also im Grunde genommen dieselben Verhältnisse hier wieder wie bei den durch Muskelfibrillen ausgezeichneten Infusorien, z. B. *Stentor*, *Vorticella*, nur daß bei letzteren ein einziger Kern vorliegt¹.

4. Intercellular- und Cuticularsubstanzen.

Die Intercellular- und Cuticularsubstanzen gewinnen durch folgende Befunde resp. Überlegungen für unsre Aufgabe einen gewissen Wert.

Die Intercellular- resp. Grundsubstanz des Knorpels stellt eine Bildung der Knorpelzellen dar, sie entsteht aus den Knorpelkapseln, welche miteinander zu einer gleichartigen Masse verschmelzen. Eine Varietät dieses Knorpels ist der elastische Knorpel. Die elastischen Fasern, welche diesen auszeichnen, gehen nicht aus Zellen hervor, sondern sind eine Umwandlung der Grundsubstanz. Diese Grundsubstanz besteht also aus lebendigem, bildungsfähigem Protoplasma. Da in dieser Grundsubstanz Zellgrenzen sich nicht erkennen lassen, so stellt also das Knorpelgewebe ebenfalls nur ein vielkerniges Syncytium dar.

Dasselbe gilt für das fibrilläre Bindegewebe. Auch für dieses wird von den meisten Autoren die Ansicht vertreten, daß die Bindegewebsfibrillen außerhalb der Zellen entstehen und Umwandlungsprodukte der Grundsubstanz sind. Nach FLEMMING bildet sich an der Peripherie der Bindegewebszellen eine fibrilläre helle Schicht, welche sich ablöst, zur Grundsubstanz wird und als solche neue Fibrillen produzieren kann. Von den elastischen Fasern des fibrillären Bindegewebes bekennt man sich gleichfalls ziemlich übereinstimmend

¹ Nach HAMANN (Nemathelminthen. Jena 1895) und WANDOLLEK (Arch. f. Naturgesch. 1892) sollen die Subcuticula und der Oesophagus der Nematoden aus verschmelzenden Ectodermzellen, nach O. ZUR STRASSEN (l. c.) aus Mesodermzellen hervorgehen. Wir hätten dann hier abermals ein Beispiel dafür, daß ursprünglich indifferente, mehr oder weniger scharf gesonderte Zellen zu einem Syncytium sich vereinigen, in dem erst die weitere gewebliche Differenzierung erfolgt.

zu der Auffassung, daß sie nicht aus den Zellen hervorgehen, sondern Umbildungen der Grundsubstanz sind. Schon HERTZMANN¹ hat die Ansicht ausgesprochen, daß die Grundsubstanz des Bindegewebes lebende Substanz enthält. Auch STRICKER² beobachtete, daß in der Grundsubstanz der Cornea bald Netze, bald fibrilläre Strukturen auftraten und wieder schwanden. Sehr richtig läßt sich O. HERTWIG in seinem Lehrbuche³ über die Intercellularsubstanzen aus, indem er schreibt: »Die Gewebe mit Intercellularsubstanzen sind daher nicht in einzelne Zellen, wie ein Stück Pflanzengewebe, zerlegbar. In der kontinuierlichen Grundsubstanz, welche aus sehr verschiedenen chemischen Stoffen Mucin, Chondrin, Glutin, Ossein, Elastin, Tunicin, Chitin usw.) bestehen kann, welche ferner bald homogen, bald faserig aussieht, sind kleine Höhlen vorhanden, in welchen die Protoplasma-körper eingeschlossen sind. Da der die Höhle umgebende Bezirk der Intercellularsubstanz am meisten unter dem Einfluß des in ihr gelegenen Protoplasma-körpers stehen wird, nannte ihn VIRCHOW ein Zellenterritorium. Dasselbe ist aber in der Natur, wie gesagt, von den Nachbarterritorien nicht abgegrenzt.«

Ähnlich liegen die Verhältnisse bei gewissen Cuticularbildungen, so besonders bei der mächtigen Cuticula der Nematoden. Dieselbe besitzt (Textfig. 72) eine äußerst komplizierte Struktur, insofern sie sich aus sehr vielen sehr verschieden gebauten Schichten zusammensetzt. Diesen Bau hat die Cuticula schon nach der letzten Häutung, d. h. wenn die Tiere verhältnismäßig noch sehr klein sind. Bei dem späteren Wachstum, währenddessen sich die Cuticula um ein Mehrfaches verdickt, nehmen alle diese Schichten in genau demselben Verhältnis zum Körperwachstum zu. A. SCHNEIDER⁴ bemerkt daher richtig in seiner großen Monographie der Nematoden: »Wir können die Cuticularsehicht (der Nematoden) nicht, wie es wohl bei den Arthropoden möglich ist, als ein von der subcutanen (chitinogenen) Matrix abgelöstes Gebilde, Sekret, betrachten, sondern sämtliche Schichten der Haut stehen noch in einem lebendigen Zusammenhang.«

Die zugehörige Matrixschicht ist das schon oben beschriebene Subcuticulargewebe, welches ein mächtiges, kernhaltiges, den ganzen

¹ HERTZMANN, *Microsc. Morphology of the animal body* New York 1888.

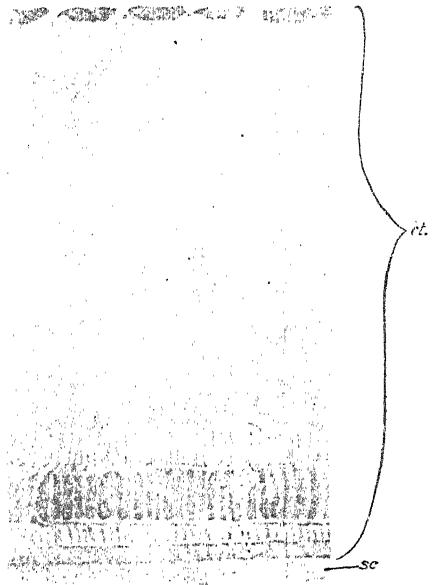
² STRICKER, *Mitteilungen über Zellen und Grundsubstanzen*. Österr. Jahrb. 1880.

³ O. HERTWIG, *Die Zelle und die Gewebe*. I. Buch. 1893.

⁴ A. SCHNEIDER, *Monographie der Nematoden*. Berlin 1866.

Körper der Nematoden überziehendes Syncytium darstellt (vgl. Textfigur 68—71 auf S. 93, 94).

Interessant ist die Beobachtung TOLDT¹ über das Wachstum der Cuticula. Er konnte nachweisen, »daß die ganze Cuticula (vgl. Textfig. 72 *et*) von einem System untereinander in Zusammenhang stehender Bahnen durchzogen wird, die aus der Subcuticula kommen, alle Schichten der Cuticula durchsetzen und Ausläufer an die Oberfläche derselben senden«. Er glaubt, daß es sich bei diesen Bahnen um gallertige Fäden handelt, denen eine saftführende Funktion zukommt, weshalb er sie auch Saftbahnen nennt. Er sagt am Ende seiner Abhandlung: »Da diese Gallertfäden offenbar die Funktion haben, für die Erhaltung und das Wachstum der Cuticula zu sorgen, muß diese als eine belebte Substanz betrachtet werden.



Textfig. 72.

Ascaris megalocephala. Schnitt durch die Cuticula. *et* Cuticula; *sc*, Subcuticula. Aus Toldt, Über den feineren Bau der Cuticula von *Ascaris megalocephala*. Arbeiten aus Wien. Bd. XI.

Ich habe oben bemerkt, daß die Subcuticula ein sehr ausgebildetes Fasergewebe enthält, das ich als Subcuticularfasern bezeichnet habe. Diese Subcuticularfasern entsprechen den Gallertfäden TOLDT. Von denselben habe ich, wie dies auch TOLDT hervorhebt, schon vor Jahren beobachtet, daß sie in die Cuticula eindringen.

Ich betonte oben (S. 80), daß der ganze Hautmuskelschlauch der Nematoden ein einziges großes Syncytium darstellt (vgl. Textfigur 56 auf S. 79). Dieser Satz hat also auch für die Cuticula seine Gültigkeit.

STRASSEN² vertritt die Ansicht, daß die Cuticula der Nematoden ganz oder zum größten Teil durch Chitinisierung von Ektodermzellen

¹ C. TOLDT, Über den feineren Bau der Cuticula von *Ascaris megalocephala* usw. Arbeiten aus Wien. Bd. XI. 1899.

² l. c.

entstanden und die Subcuticula mesodermal sei. Das letztere gebe ich ohne weiteres als möglich zu. Dabei ist aber nicht ausgeschlossen, daß das Subcuticulargewebe auch die Matrix der Cuticula sein könnte, ebenso wie die Knorpelzellen, Osteoblasten und Odontoblasten die Grundsubstanz des Knorpels, Knochens und Zahnbeins erzeugen.

5. Fremdkörper in der Zelle.

Für unser Thema sind auch die in vielen Zellen auftretenden Fremdkörper von großer Bedeutung.

Am bekanntesten ist das Vorkommen von Blutgefäßen in den Zellen. FRITSCH¹ war der erste, der auf solche in den Ganglienzellen und zwar bei *Lophius* aufmerksam machte. Ich² konnte sie später bezüglich der Wirbeltiere für die Ganglienzellen von *Lophius* und unter den Wirbellosen für die Ganglienzellen der Crustaceen speziell *Penaeus* bestätigen und veröffentlichte eine diesbezügliche Figur. Ich gebe heute drei Photographien (vgl. Phot. 15—17) von diesen *Lophius*-Ganglienzellen, in denen die Blutgefäße außerordentlich deutlich zutage treten. Auch HOLMGREN fand diese Gefäße in den Ganglienzellen von *Lophius* und hielt sie anfangs gleich FRITSCH und mir für Blutgefäße, später änderte er aber seine Ansicht und erklärte sie für Lymphbahnen (vgl. oben). Dem kann ich nicht beistimmen. Ich habe in den letzten Jahren auch Gefäße in den Ganglienzellen der Spinalganglien des Frosches und des *Lobus electricus* von *Torpedo* gefunden und in diesen Gefäßen bei beiden Tieren wiederholt unzweifelhafte rote Blutkörperchen getroffen. Vom Frosch habe ich eine derartige gefäßhaltige Spinalganglienzelle im II. Teil dieser Zelluntersuchungen und zwar als Fig. 23, Taf. XVII abgebildet, in der das Blutgefäß (*bly*) allerdings leer erscheint. In andern Ganglienzellen sah ich aber auf Schnitten oft ein rotes Blutkörperchen im Innern des Blutgefäßes, dieses ganz ausfüllend. Fig. 18, Taf. I stellt einen Schnitt durch eine Ganglienzelle von *Torpedo* dar. Hier enthält das Blutgefäß deutlich ein rotes Blutkörperchen.

Interessant nach dieser Richtung ist ferner die Beobachtung von NILS-HOLMGREN³, daß bei den Insekten die Epithelzellen oft in ihrer ganzen Höhe von Muskelfibrillen durchsetzt werden, ohne daß

¹ FRITSCH, Über einige bemerkenswerte Elemente des Centralnervensystems von *Lophius piscatorius*. Arch. f. mikr. Anat. 1886.

² ROHDE, I. c.

³ NILS HOLMGREN, Anat. Anz. 1902.

etwa, wie HOLMGREN betont, ein Übergang beider Zellelemente statffinde.

Hierher gehört auch die allgemein bekannte Tatsache, daß bei den Insekten die Tracheen die verschiedensten Zellen durchsetzen.

6. Selbständigkeit des Kerns.

Ich will im folgenden auf eine Anzahl von Befunden aufmerksam machen, welche darauf hindeuten, daß dem Kern eine noch größere Selbständigkeit zukommt, als man bisher geneigt war ihm zuzuschreiben, daß derselbe nicht nur in den Zellen, sondern noch mehr in den großen Syncytien, als welche die meisten Gewebe, ja ganze Organe, erscheinen, auf weite Strecken ganz selbständige Wanderungen unternehmen und für sich allein, d. h. ohne Beihilfe eines protoplasmatischen Belages funktionieren und von Bedeutung werden kann.

Sehr instruktiv nach dieser Richtung sind die sogenannten chromophilen Ganglienzellen der Wirbeltiere. Ich habe sie besonders genau beim jungen (6 Wochen alten) Hunde studiert und über sie schon früher¹ berichtet. Heut will ich dieselben an der Hand der Fig. 1—9, Taf. III, welche äußerst genau wiedergegebene Schnitte von ihnen nach Behandlung mit der HEIDENHAINschen Eisenhämatoxylinmethode (resp. Jodgrünfuchsin Fig. 9) darstellen, ausführlich besprechen.

Die chromophilen Ganglienzellen fallen in den Ganglien schon durch den dunklen, d. h. sehr stark tingierbaren Zellleib gegenüber den normalen Ganglienzellen auf, unterscheiden sich von den letzteren besonders aber durch die Struktur ihres Kernes. Während in den normalen Ganglienzellen der Kern eine sehr verschieden grobe, ganz unregelmäßige, größtenteils auf die Nucleinkörper zu beziehende, Granulierung und eine sehr deutliche Membran zeigt (vgl. Fig. 11, 12, Taf. III), besitzen die chromophilen Ganglienzellen (Fig. 1—9, Taf. III) entweder einen äußerst feinen und ganz gleichmäßig granulierten membranlosen Kern, in dem einige wenige äußerst stark chromatische Klumpen von nucleolusartigem Aussehen auftreten, welche oft die Größe des Hauptnucleolus der normalen Ganglienzellen haben, bisweilen aber nebennucleolusartig klein sind², oder der Kern der chromophilen Zellen erscheint durchweg als tiefdunkle Masse. Die chromophilen Ganglienzellen kommen bald nur in der Einzahl mitten unter normalen

¹ ROHDE, Die Ganglienzelle. Diese Zeitschr. 1898.

² Vgl. den I. Teil dieser Zelluntersuchungen. Ibid. 1903.

Ganglienzellen (Fig. 5, 6, 8, 9, Taf. III) bald zu vielen dicht nebeneinander (Fig. 1—4, Taf. III) vor. In letzterem Falle verschmelzen sie oft miteinander. So erkläre ich mir wenigstens die mächtigen oft sehr eigenartig gestalteten vielkernigen Protoplasamassen, als welche die chromophilen Ganglienzellen oft auftreten.

In diesen bald als Einzelzellen bald als Syncytien erscheinenden chromophilen Ganglienzellen wandern nun die oben beschriebenen Kerne, und zwar der Peripherie zu, um schließlich die Ganglienzelle ganz zu verlassen. Man trifft sie auf allen Stadien dieses Austritts. Sehr häufig sieht man nicht den ganzen Kern, sondern nur die stark chromatischen nucleolusartigen Stücke wandern, die nicht selten nur sehr klein (*x* u. *g* in Fig. 1 u. 3, Taf. III) sind, aber trotzdem durch ihre intensive Färbung im Protoplasmakörper der Syncytien scharf hervortreten. Bisweilen haben die den Zelleib durchziehenden chromatischen Stücke eine ganz regellose Form, auch in diesem Falle sind sie bald größer, bald kleiner (vgl. Fig. 1—4 auf Taf. III).

Alle diese wandernden chromatischen Kernstücke, sei es daß sie nucleolusartig abgerundet, sei es daß sie vielgestaltig sind, haben zweifelsohne außer der eigentlichen chromatischen Substanz, welche ihnen die dunkle Färbung verleiht, noch eine Plastingrunds substanz, an welche die Bewegung gebunden ist¹.

Die vielen Details, die die wandernden Kerne, resp. Kernteile zeigen, werden am besten durch die möglichst naturgetreuen wiedergegebenen Zeichnungen (Fig. 1—9, Taf. III) erläutert.

Interessant ist nun das weitere Schicksal dieser wandernden Kernstücke. Während der Zelleib der chromophilen Ganglienzellen wahrscheinlich ganz zugrunde geht, glaube ich, daß die ausgewanderten Kernstücke entweder vollständig oder zum größten Teil erhalten bleiben und im Nervensystem noch eine Rolle zu spielen bestimmt sind. Betrachten wir die die chromophilen Zellen resp. Syncytien einhüllende Neuroglia, so begegnen wir in derselben sehr verschiedenen, teilweise sehr eigenartigen Bildungen. Was zunächst die Kerne der Neuroglia anbelangt, so erscheinen diese (*a* in Fig. 2—4) auf den Schnitten als meist große, kugelige oder ovale Gebilde mit vielen kleinen locker gefügten Nueleinkörnchen, unter denen oft eins oder mehrere durch bedeutendere Größe nucleolusartig hervorragen. Neben diesen typischen Neurogliakernen finden sich noch andre (*c* in Fig. 2—4) von gleicher Größe und Gestalt, welche bald mit

¹ Vgl. den I. Teil dieser Zelluntersuchungen. I. c.

vielen dunklen meist größeren chromatischen Stücken angefüllt, ja oft vollgepfropft von diesen (*e'*), bald gleichmäßig tief dunkel (*d*) erscheinen. Zwischen diesen Modifikationen kann man alle nur denkbaren Zwischenstufen konstatieren. Zweitens begegnet man Gebilden (*b* in Fig. 3), die wie Leucocyten aussehen, eine helle Grundsubstanz und große chromatische Stücke in derselben unterscheiden lassen. Drittens sieht man in der Neuroglia, meist in nächster Nähe der chromophilen Zellen resp. Syncytien, große dunkelschwarz gefärbte Stücke (*e'* in Fig. 4), welche in der Form wie im sonstigen Aussehen mit den wandernden chromatischen Kernstücken der chromophilen Zellen übereinstimmen und wohl auf solche auch zurückzuführen sind. Viertens trifft man, ebenfalls den chromophilen Zellen dicht anliegend oder in der nächsten Nachbarschaft derselben, kleine Körnchen oder Körnchenhaufen (*c* in Fig. 4), welche dieselbe starke Färbbarkeit wie die wandernden chromatischen Kernstücke der chromophilen Zellen haben und wahrscheinlich auch aus diesen durch Zerfall hervorgegangen sind.

Ich habe lange nicht gewußt, wie ich alle diese Befunde untereinander in Einklang bringen sollte. Denn daß sie zusammengehören, erschien mir stets zweifellos. Was die als Nr. 2 angeführten Bildungen (*b* in Fig. 3) anbetrifft, so würde man sie auf den ersten Blick einfach für Leucocyten erklären, welche die extracellulär zerfallenden chromatischen Kernstücke der chromophilen Zellen in sich aufgenommen, d. h. gefressen haben. Diese vermeintlichen Leucocyten enthalten aber keinen Kern. Sie zeigen einen solchen auch dann nicht, wenn sie nur mit wenigen chromatischen Ballen erfüllt sind. Da anderseits von ihnen bis zu den typischen Neurogliakernen, welche, wie wir wissen, ebenfalls oft mit chromatischen Ballen erfüllt sind, sowohl in der Größe wie in der Form und ihrem sonstigen Verhalten alle Übergänge vorkommen, so glaube ich, daß es sich bei ihnen nur um eine besondere Form der Neurogliakerne handelt. Wenn die leucocytenartigen Neurogliakerne (wie bei *b*) amöboide Fortsätze zeigen, so kann uns das nicht wunderbar vorkommen, da solche bei Kernen auch sonst (z. B. in den Insektenovarien von KORSCHULT) sehr oft beobachtet worden sind.

Ich kann mir nach alledem meine Beobachtungen nicht anders erklären als durch die Annahme, daß die Neurogliakerne nicht nur die amöboide Beweglichkeit, sondern auch die Fähigkeit zu fressen mit den Leucocyten teilen, d. h. im vorliegenden Falle, daß die Neurogliakerne die

zerfallenen chromatischen Kernstücke der chromophilen Zellen in sich aufnehmen, um sie an anderer Stelle wieder abzugeben.

Dafür sprechen durchaus auch die Beobachtungen bei den normalen Ganglienzellen. In der die normale Ganglienzelle einhüllenden Neuroglia besitzen die Neurogliakerne ebenfalls sehr verschiedene Struktur (vgl. Fig. 7—10 auf Taf. I und Fig. 12 auf Taf. III). Die meisten sind auch hier feinkörnig und von hellem Aussehen. Daneben begegnet man aber gar nicht selten andern, die genau dasselbe dunkle Aussehen zeigen, d. h. vollgepfropft mit dunklen chromatischen Ballen sind oder durchweg tief dunkel und fast homogen erscheinen (Fig. 9, Taf. I und Fig. 12, Taf. III), wie ich es eben von gewissen Neurogliakernen (*c* in Fig. 3 und 4, Taf. III) in der Umgebung der chromophilen Kerne beschrieben habe. Diese stark chromatischen Neurogliakerne trifft man nun oft ohne jeden Protoplasmabesatz direkt dem Protoplasma der Ganglienzelle eingelagert (Fig. 9, Taf. I, Fig. 12, Taf. III), bisweilen tief im Innern derselben.

Besonders interessant ist aber der Befund, daß diese stark chromatischen Neurogliakerne im Innern der Ganglienzellen feinkörnig zerfallen (Fig. 11, Taf. III)¹.

Noch näheren Aufschluß gibt die Untersuchung von sehr jugendlichen Tieren oder Entwicklungsstadien, so besonders der Spinalganglienzellen von Froschlärven. Hier (Fig. 13—18, Taf. III) kommen in der Neuroglia dieselben beiden Arten von Kernen vor, die wir eben für den Hund kennen gelernt haben, d. h. teils helle feinkörnige, teils dunkle mit vielen stark chromatischen Stücken erfüllte. Diese letzteren sind aber ungleich zahlreicher als beim Hunde und, was

¹ Sollte sich diese Auffassung, daß ein Teil der ausgewanderten Kernsubstanz der chromophilen Ganglienzellen von den großen Neurogliakernen gefressen und passiv von diesen andern Ganglienzellen wieder zugeführt wird, bestätigen, so lägen hier ähnliche Verhältnisse vor, wie sie SACHAROFF bei der Entstehung der eosinophilen Granulationen der Leucocyten beobachtet hat. Diese eosinophilen Granulationen stammen nach SACHAROFF (Arch. f. mikr. Anat. Bd. XLV) aus Erythrocytenkernen, welche aus den Erythrocyten herausfallen, von den Leucocyten gefressen und so in deren Protoplasma aufgenommen werden. In gleicher Weise bleibt auch nach WEIDENREICH (Anat. Anz. Nr. 20) das Eisen des Blutes dadurch dem tierischen Körper erhalten, daß die eisenhaltigen roten Blutkörperchen von Leucocyten gefressen werden.

In neueren Arbeiten wird ferner angegeben, daß das Myelin im Blut entsteht, und Neurogliazellen es sind, welche das Myelin den Ganglienzellfortsätzen zuführen. Bei meinen Beobachtungen handelt es sich aber stets, wie betont, um Neurogliakerne, nicht um Neurogliazellen.

die Hauptsache ist, sie werden viel häufiger innerhalb der Ganglienzelle und in deutlicher körniger Auflösung getroffen. Die Fig. 13 bis 18, Taf. III zeigen die in die Ganglienzellen eingewanderten und hier zerfallenden Neurogliakerne in verschiedenen Stadien.

Genau dieselben Verhältnisse beobachtete ich bei einer nur wenige Tage alten Katze (Fig. 19—30 Taf. III). Auch hier waren die Neurogliakerne (*nglk* u. *x*?) teils hell, teils dunkel und die letzteren oft tief im Innern der Ganglienzelle und im Zerfall begriffen.

In den Ganglienzellen der Katze traf ich ferner öfter peripher einzeln oder zu mehreren, im letzteren Falle meist dicht nebeneinander, tief dunkel sich färbende, bald mehr homogene, bald deutlich körnig aussehende Klümpchen von verschiedener Form und Größe (*x* in Fig. 20—22, 25—28, Taf. III), die ich mir lange nicht deuten konnte. Heute möchte ich annehmen, daß sie alle mit solchen zerfallenden stark chromatischen Neurogliakernen in Zusammenhang stehen.

Betonen will ich noch einmal, daß alle die zuletzt beschriebenen intracellulären Neurogliakerne der Ganglienzellen beim Hund wie beim Frosch und der Katze in der Regel auch nicht eine Spur eines der Neuroglia zukommenden protoplasmatischen Zellbelages erkennen ließen.

Anfangs glaubte ich, daß bei den chromophilen Ganglienzellen des Hundes eine Verjüngung der Ganglienzelle eintrete in dem Sinne, wie ich es oben (S. 11—41 u. 47 ff.) für viele Wirbellose geschildert habe, bei denen die Kerne der zerfallenden Ganglienzellen zum Mittelpunkt von Tochterzellen werden, die sich von den zerfallenden Ganglienzellen ablösen. Man stößt auch bei den chromophilen Zellen bisweilen auf Befunde, welche eine solche Auffassung nahe legen, z. B. bei *f* in Fig. 4, Taf. III. Doch bin ich dessen nicht mehr ganz sicher. Dagegen wäre es nicht undenkbar, daß die austretenden Kernstücke der chromophilen Zellen als Neurogliakerne selbständig weiter leben, in andre Ganglienzellen einwandern und hier sich auflösen. Jedenfalls würde diese Ansicht eine Stütze bei vielen Wirbellosen finden, bei denen solche Verhältnisse in der Tat vorzukommen scheinen. So lösen sich bei *Helix* (vgl. Textfig. 29 auf S. 63 und Photogr. 32) von den großen Kernen der zerfallenden Ganglienzellen, wie ich oben ausführlich geschildert habe, kleine intensiv färbbare homogene nucleolusartige Kügelchen (*nglk3*) ab, welche in die Neuroglia übertreten, in derselben als integrierende Bestandteile erscheinen und später wahrscheinlich anderwärts in Ganglienzellen eintreten, um hier sich aufzulösen. Auch bei den zerfallenden Riesenganglienzellen von

Pleurobranchus schnüren sich von deren Kernen entweder, wie dies aus der Fig. 9, Taf. II, ersichtlich ist, eine Ummenge kleinster dunkler Kügelchen (*nc*) ab, welche sich in der Neuroglia ausbreiten, oder es kommt zur Entstehung von großen ebenfalls nucleolusartigen dunklen homogenen Kugeln. Desgleichen werden auch bei den Riesenganglienzellen von *Doris* (vgl. oben) nicht alle Nucleolen, welche in den großen Kernen entstehen und dann aus der Zelle wandern, zum Mittelpunkt einer jungen Tochterzelle, sondern manche von ihnen verlassen die Mutterzelle, ohne daß sich ein Teil der letzteren um sie mit abschnürt, und treten in die Neuroglia über, in der sie als freie Kerne (*n* in der Textfig. 25 S. 48) erscheinen. Ich glaube, daß in allen diesen Fällen die ausgetretenen nucleolusartigen Bildungen erhalten bleiben und noch für das Nervensystem von Bedeutung werden, da ich sie bisweilen z. B. bei *Doris* (vgl. *n* in der Textfig. 25) in weiter Entfernung von der großen Mutterzelle traf, ohne daß sie irgend eine Veränderung zeigten. Vielleicht wird es sich noch herausstellen, daß auch sonst bei dem als Chromatolyse bezeichneten Vorgange die Kerne nicht vollständig zugrunde gehen, sondern, wenn auch vielleicht nur teilweise, dem Tierkörper für weitere Zwecke erhalten bleiben.

Entsprechende Beobachtungen wie bei den Ganglienzellkernen habe ich ferner auch bei den Neurogliakernen gewisser Meerestropoden gemacht, so besonders bei *Pleurobranchaea*. Die Neuroglia erscheint hier (Fig. 15—17, Taf. I) wie fast allgemein als mächtiges Syncytium, dem die Ganglienzellen eingebettet liegen, und enthält eine große Anzahl von Kernen (*nglk*, *nglk'*, *nglk''*), welche nicht nur in der Größe, sondern auch in der Struktur die denkbar größte Mannigfaltigkeit aufweisen. Um die größten derselben (*nglk* in Fig. 15, 16, 17), welche ein deutlich granuliertes Aussehen zeigen, ist oft ein mächtiger Zelleib zu unterscheiden, welcher nach außen bald durch dünne Fortsätze, bald in breiter Fläche in das Neurogliasyncytium übergeht. Neben diesen großen Kernen treten in der Neuroglia eine Ummasse kleinster homogen erscheinender, durch intensive Färbung ausgezeichneter Kerne (*nglk''*) auf, welche sich entweder von den großen Neurogliakernen selbst oder von etwas kleineren (*nglk'*), diesen aber gleichgebauten Kernen abschnüren und in die Ganglienzellen oft tief hineinziehen. Man gewinnt hier ganz den Eindruck, als ob diese Neurogliakerne (*nglk''*) ganz selbständig in dem Neurogliasyncytium wandern, in die Ganglienzelle übertreten und sich hier weiter bewegen.

Besonders aber dann, wenn die Neuroglia durchweg faserig differenziert ist, was z. B. für die Mehrzahl der Gastropoden gilt (vgl. z. B. die Textfig. 2, 3, 6), ist eine wesentliche Beteiligung dieses Fasersystems an der Fortbewegung der vielen oft sehr großen Kerne doppelt unwahrscheinlich.

Sehr lehrreich diesbezüglich sind besonders die schon oben (S. 97) berücksichtigten Untersuchungen KAISERS¹ über die Echinorhynchen, deren Gewebe sowohl embryonal wie im ausgebildeten Tiere größtenteils ausgesprochene Syncytien sind. In diesen Syncytien treten die Kerne auf weite Strecken sehr selbständige Wanderungen an. Namentlich interessant ist die Entwicklung der Muskulatur. Von dem zentralen Syncytium, welches der Embryo enthält, schnürt sich peripher ein Protoplasmamantel ab, welcher anfangs vollständig frei von Kernen ist. Erst später wandern aus dem zentralen Syncytium von hinten her in diesen Muskelmantel Kerne ein und verteilen sich in demselben. Im Grunde genommen spielen sich also hier ganz ähnliche Vorgänge ab wie bei vielen Insekten-eiern. Auch diese enthalten lange Zeit einen zentralen Haufen von Kernen, welche durch Teilung aus dem Furchungskern hervorgegangen sind und erst später zur Peripherie des Eies aufsteigen.

Noch viele andre Momente sprechen für eine sehr bedeutende Selbständigkeit des Kernes in dem ausgeführten Sinne. Doch werde ich auf diese erst im allgemeinen Teil näher eingehen, um mich nicht unnötig zu wiederholen.

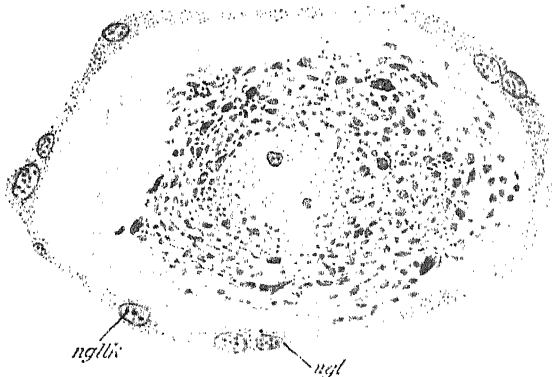
Ich betonte oben, daß bei jungen Säugetieren, besonders bei der Katze, an der Peripherie der Spinalganglienzellen häufig sehr stark chromatische Stütze verschiedenener Größe und Form auftreten, von denen ich es für wahrscheinlich halte, daß sie auf zerfallene stark chromatische Neurogliakerne zurückzuführen sind. Eine Zeitlang glaubte ich, daß sie mit der Bildung der Schollen im Zusammenhang stünden. Eine ähnliche Auffassung hat auch KRONTHAL² ausgesprochen. Er nimmt an (vgl. oben), daß die Ganglienzellen aus verschmelzenden Leucocyten und die Schollen der Ganglienzellen aus den Kernen der Leucocyten entstehen, d. h. nur Kernsubstanz repräsentieren. Auch FRAGNITO³ hält die Ganglienzellen für ein Syncytium verschmolzener Zellen und die Schollen für Kernsubstanz, deren Quelle die zerfallenden Kerne der verschmolzenen Zellen

¹ KAISER, Bibl. zoolog. I. c.

² KRONTHAL, I. c.

³ FRAGNITO, I. c.

darstellen. Ich selbst meinte früher, daß die Schollen auf ausgewanderte Nebennucleolen zurückzuführen seien¹. KRONTHAL ist ferner der Ansicht, daß die Schollen eine nur bei den Ganglienzellen vorkommende Bildung seien. Beide Ansichten sind nicht richtig. Daß zunächst die Schollen nichts mit der Kernsubstanz zu tun haben, ist schon durch Pikrokarminebehandlung nachzuweisen. Dabei färben sich die Nucleinkörper ausgesprochen rot, die Schollen dagegen in der Regel ebenso deutlich gelb, d. h. sie nehmen dieselbe Farbe an, wie die Dotterkugeln des Eies². Ich möchte daher auch glauben, daß sie den letzteren an die Seite zu stellen sind. Junge Ganglienzellen wie Eizellen sind ganz frei von Schollen, bzw. Dotterkugeln, ganz gleichmäßig fein granuliert und zeigen sowohl bei Pikrokarmine- als bei Jodgrünfuchsinbehandlung eine auffallend gleiche Färbung³. Den



Textfig. 73.

Spinalganglienzelle eines jungen Hundes. Aus Rohde, Untersuchungen über den Bau der Zelle. III. Diese Zeitschr. 1903.

Schollen resp. Dotterkugeln gleichwertige Bildungen treten ferner noch bei vielen andern Zellen auf, aber auch hier nur in der ausgewachsenen Zelle, nie in der jungen, so z. B. bei den Drüsenzellen von *Saturnia* (vgl. Fig. 32 auf Taf. III), bei denen die Schollen auch in der Form und im Bau eine große Übereinstimmung mit den Schollen der Ganglienzellen (vgl. Textfig. 73) zeigen³. Gebilde derselben Art enthalten auch die großen Leucocyten (Granula), schließlich auch viele Muskelzellen, z. B. von *Ascaris*. Ich will heute nur auf diese große Übereinstimmung, welche erwachsene Zellen der

¹ ROHDE, Die Ganglienzelle. I. c.

² Vgl. den I. Teil dieser Zelluntersuchungen (I. c.) bes. Fig. 9 auf Taf. XXXVII.

³ Vgl. den I. Teil dieser Zelluntersuchungen.

verschiedenen Gewebe diesbezüglich untereinander zeigen, hingewiesen haben, und werde erst in einer späteren Arbeit auf diese Verhältnisse näher eingehen.

II. Zusammenfassung und Allgemeines.

1. Unzulänglichkeit der heutigen Zellenlehre.

Wir haben im speziellen Teil eine Reihe von Befunden kennen gelernt, welche die Unhaltbarkeit der heute herrschenden Zellenlehre erweisen.

a) Zunächst haben wir gesehen, daß fast alle Zellen des tierischen Körpers miteinander im Zusammenhang stehen, wie dies auch für viele pflanzliche Zellen nachgewiesen worden ist.

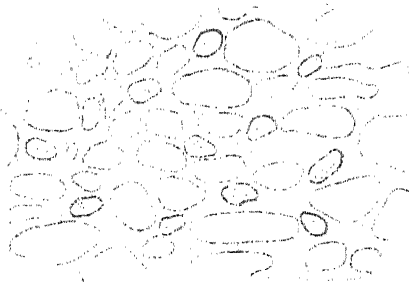
Bald ist der Konnex ein loserer nur durch Fortsätze bedingter, in welchem Falle Zellbildungen noch deutlicher zur Beobachtung kommen, bald ein so inniger, daß Zellen überhaupt nicht mehr zu unterscheiden sind, sondern man in diesem Falle nur noch von vielkernigen Protoplasamamassen sprechen kann, und zwar vereinigen sich in dieser Weise sowohl Zellen derselben Art (Bindegewebszellen, Epithelzellen, Neurogliazellen, Muskelzellen, Ganglienzellen) als auch Zellen verschiedener Gewebe (Epithelzellen mit Bindegewebszellen, Epithelzellen mit Muskelzellen, Eizellen und Follikelzellen, Ganglien- und Neurogliazellen, Ganglienzellen und Epithelzellen, Ganglienzellen und Muskelzellen usw.).

An Stelle der Zellen begegnen wir fast überall im tierischen Körper Syneytien (vgl. Textfig. 74—79, S. 112).

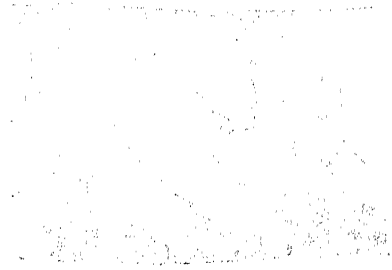
Selbst wenn Zellen zur deutlichen Unterscheidung kommen, setzen sich doch oft die Protoplasmastrukturen der einen Zelle derartig in der benachbarten Zelle, sowohl im Tier- als im Pflanzenkörper, fort, daß das Mitom der ganzen Zellenlage ein einheitliches Netzwerk darstellt, welches nur durch die Zellenmembranen, resp. die Zellhautbildner (vgl. unten) in Territorien gegliedert erscheint (vgl. Textfig. 80—82, S. 113).

Aber nicht nur die einzelnen Gewebe erscheinen als Syncytien, sondern selbst ganze Organsysteme, z. B. der Hautmuskelschlauch der Nematoden (vgl. Textfig. 83, S. 114).

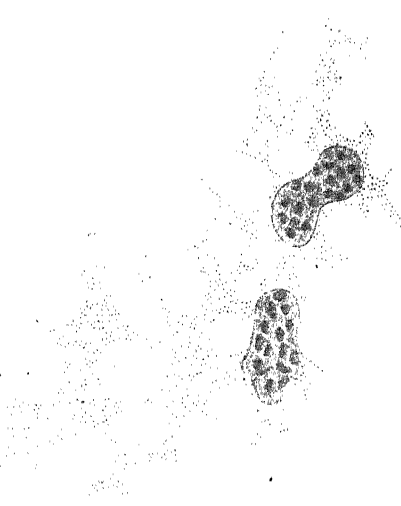
Daß schließlich die ganzen Körper niederer Tiere und Pflanzen



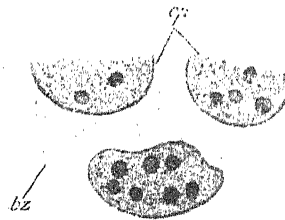
Textfig. 74.



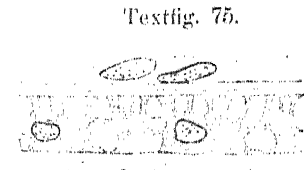
Textfig. 77.



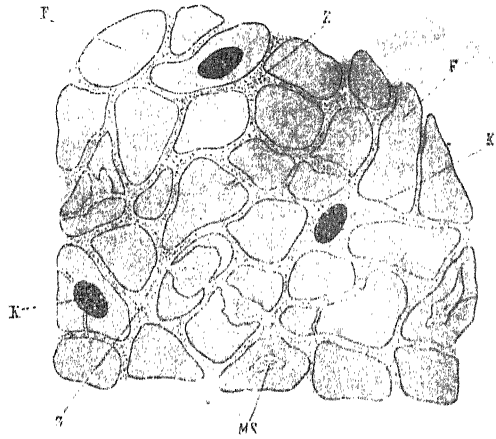
Textfig. 75.



Textfig. 78.



Textfig. 76.



Textfig. 79.

Fig. 74—79. Syncytion. Fig. 74. Netz von Bindegewebszellen mit großen spindelförmigen Kernen aus einem Follikel einer Peyer'schen Drüse des Kaninchens. Aus KÖLLIKER, Gewebelehre.

Fig. 75. Netzförmig verbundene Bindegewebszellen der mittleren Lage des Coriums eines Axolotl von 137 mm Länge. Aus SCHUBERG, Untersuch. über Zellverbindungen. Diese Zeitschr. Bd. LXXIV. 1903.

Fig. 76. *Loliopsis vulgaris*. Das den Schnabel ausschneidende Epithel im Querschnitt.

Fig. 77. *Ophidium barbatum*. Querschnitt durch die Epidermis. Fig. 76 u. 77 aus STROGNIČKA, Über einige Modifikat. des Epithelgew. Sitzungsber. d. königl. böhm. Ges. d. Wiss. Math.-naturw. Kl. 1899.

Fig. 78. Verbindung der untersten Schicht der Epidermiszellen ep mit einer Bindegewebszelle bz. Axolotl, 137 mm lang. Aus SCHUBERG, Untersuch. über Zellverbindungen. Diese Zeitschr. Bd. LXXIV. 1903.

Fig. 79. *Anodonta*. Schließmuskel, quer. E, kontraktile Substanz; K, Kern; MS, Marksubstanz; Z, zwischen den Muskelfasern liegende Substanz. Aus WACKWITZ, Beitr. zur Histol. der Molluskenmuskulatur usw. Zool. Beitr. III. Bd.

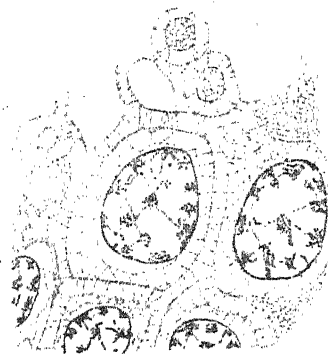
häufig nur eine einzige mehrkernige Protoplasmamasse darstellen (z. B. *Actinosphaerium*, *Caulerpa*), ist allgemein bekannt.

b) Auch embryonal kommen Syncytien vor und spielen oft bei der Histogenese eine große Rolle.

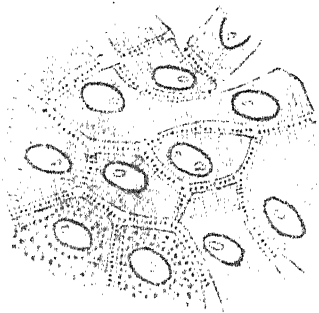
So stellt zunächst, wie wir wissen, das Insektenei anfangs ein vielkerniges Syncytium dar, in dem erst später Differenzierungen im Sinne der Zellen eintreten. Das- selbe gilt von dem Dottersyncytium (H. VIRCHOW) resp. den Merocyten (RÜCKERT) meroblastischer Eier. Gleiche Verhältnisse kehren bei den Pflanzen in dem protoplasmatischen Wandbelag des Embryosackes der Phanerogamen wieder. Anderseits ist von verschiedener Seite beobachtet worden, daß auch die Furchungskugeln noch untereinander im organischen Zusammenhang bleiben¹.



Textfig. 80.



Textfig. 81.



Textfig. 82.

Fig. 80—82 Einheitlichkeit des Mitoms aller Zellen eines Gewebes. Fig. 80. Zellen aus dem Endosperm von *Chamaerops excelsa* aus der Peripherie des Endosperms. Nach A. MEYER. Aus O. HERTWIG, Die Zelle und die Gewebe. II.

Fig. 81. *Myxine glutinosa*. Hornzahn. Aus der Mitte des Pokalzellenkegels. Schnitt aus STUDNÍČKA, Über einige Modifikationen des Epithelgewebes. Sitzungsber. d. königl. böhm. Ges. d. Wiss. Math.-naturw. Klasse. 1899.

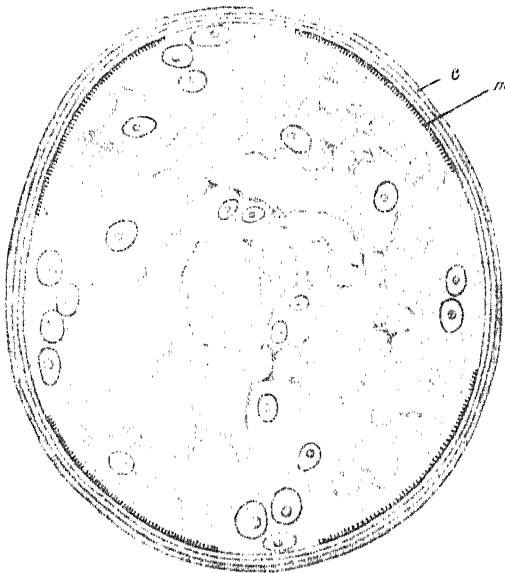
Fig. 82. Feiner Schnitt aus der mittleren Partie der Keimschicht der menschlichen Haut. Zellfibrillen und Intercellularbrücken mit knopfartigen Verdickungen. Aus REINKE, Zellstudien. Arch. f. mikr. Anat. 1894.

Besonders instruktiv nach dieser Richtung ist die Entwicklung der Echinorhynchen, insofern es hier bei der Entstehung der Gewebe überhaupt nicht zu einer Zellbildung kommt, sondern der ganze

¹ Vgl. bes. SEDGWICK, The Developm. of the Cape Species of *Peripatus*. Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. XXVI u. HAMMAR, Arch. f. mikr. Anat. Bd. XLV u. XLVI. Zeitschrift f. wissenschaftl. Zoologie. LXXVIII. Bd.

mächtige Hautmuskelschlauch sich von vornherein syncytial anlegt. Der Embryo der Echinorhynchen enthält nämlich in seinem Innern eine vielkernige Protoplasmanmasse, von der sich peripher zuerst ein durchaus einheitlicher vielkerniger Protoplasmanmantel ablöst, aus dem die Hypodermis hervorgeht, worauf ein zweiter gleich syncytialer Plasmamantel zur Abschnürung kommt, der die Muskulatur liefert.

c) Besonders lehrreich ist der bei der Genese der verschiedensten Gewebe wiederkehrende Befund, daß anfangs zwar mehr oder weniger deutlich gesonderte Zellen



Textfig. 83.

Brachynema rigidum. Vorderende, quer. c, Cuticula; m, Muskulatur. Aus O. zur STRASSEN, *Brachynema rigidum*. Diese Zeitschr. Bd. LIV.

auftreten, daß diese aber noch nicht differenziert sind; erst nachdem dieselben zu einem Syncytium verschmolzen sind, erfolgt die verschiedenartige gewebliche Ausbildung.

Solche Angaben liegen z. B. von GRÜNBERG für die Entwicklung der Ovarien der Lepidopteren vor. GRÜNBERG betont, daß die hier anfangs vorhandenen Keimzellen noch ein völliges gleichwertiges Zellmaterial darstellen, und erst in dem Syncytium, zu welchem diese Keimzellen verschmelzen, die Differenzierung von Keimbläschen, Nährzellkernen (und Follikelzellkernen)¹ eintritt. Die Eier, Nährzellen

¹ Vgl. oben S. 88 die Anm. 2.

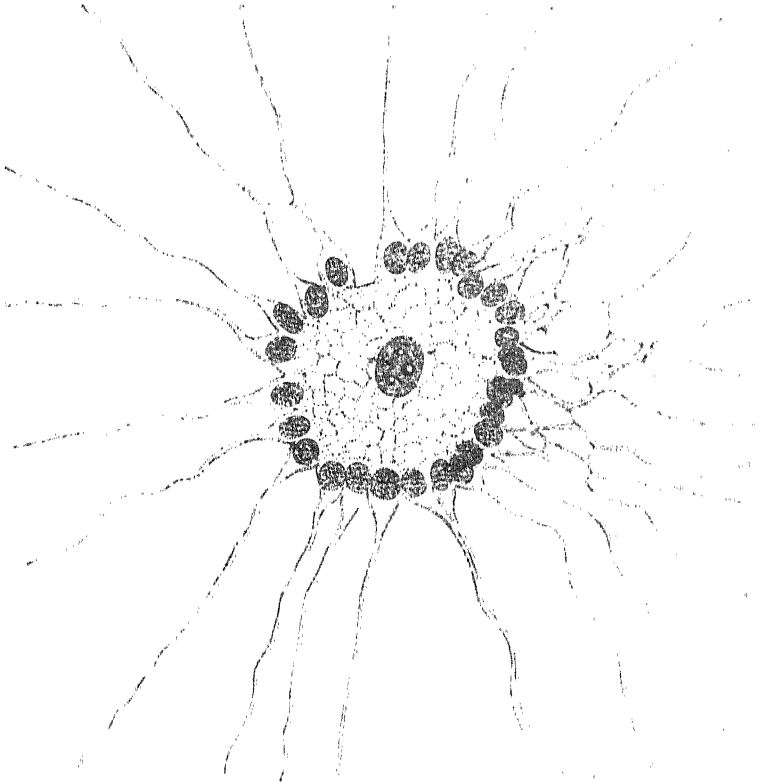
und Follikelzellen gehen also durchaus nicht je aus einer Keimzelle resp. Embryonalzelle hervor.

Genau dieselben Verhältnisse beobachtete GOETTE bei der Entstehung der Spinalganglien der Unke. Auch hier verschmelzen die Leiber der früheren Embryonalzellen zu einer einheitlichen, vielkernigen Grundsubstanz, in welcher eine Differenzierung der ursprünglich gleichen Kerne eintritt, insofern die Mehrzahl derselben größer und kugelig wird und den Ausgangspunkt für die Ganglienzellen bildet, während der Rest der Grundsubstanz, welcher nicht zur Entstehung von Ganglienzellen verwertet wird, kleine längliche Kerne enthält und sich zur Neuroglia (von GOETTE als Bindegewebe bezeichnet) umbildet. Die Spinalganglienzelle der Unke ist demnach nach GOETTE ebenfalls nicht das Äquivalent einer Embryonalzelle, sondern das Differenzierungsprodukt eines Syncytiums (vgl. oben S. 22). Auch im Rückenmark entstehen die Ganglienzellen und Neurogliazellen aus dem Syncytium des Zentralkanalepithels (vgl. oben S. 76 und Textfig. 48).

Eine gleiche Auffassung trifft wahrscheinlich auch das Richtige für die Histogenese der glatten Muskulatur. Heute wird allgemein die Ansicht vertreten, daß die glatte Muskelfaser der Wirbellosen wie der Wirbeltiere je das Äquivalent einer Zelle ist. Ich selbst habe diese Ansicht vor 20 Jahren sehr entschieden für die Chätopoden verfochten, bin aber im Laufe der letzten Jahre von dieser Auffassung durchaus zurückgekommen und glaube heute, daß die glatte Muskelfaser, wie ich oben (vgl. S. 89 ff.) ausführlich zu begründen versucht habe, genau wie die Spinalganglienzellen nach GOETTE und die Zellelemente des Insektenovariums nach GRÜNBERG syncytial entstehen. Die Intercellularbrücken, welche für die glatten Muskelfasern der Wirbeltiere von vielen Autoren angegeben werden (von andern aber geleugnet werden, wie ich glaube mit Unrecht, da sie bei den Wirbellosen, besonders deutlich und entwickelt bei den großen Muskelzellen der Nematoden, zweifelsohne existieren vgl. oben), deuten noch auf diese syncytiale Entstehung der glatten Muskelfasern hin. Wahrscheinlich werden spätere Untersuchungen dasselbe auch für die quergestreifte Muskelfaser (Primitivbündel) der Wirbeltiere und Arthropoden lehren (vgl. oben S. 96).

d) Bei der (unter Nr. c) gegebenen Deutung der glatten Muskulatur wird auch das ganz eigenartig gebaute Oesophagusgewebe von *Ascaris* verständlich. Der Oesophagus besteht nämlich aus einer

durchaus einheitlichen Grundsubstanz, welche gleichzeitig erstens eine dicke Cuticula, zweitens mächtige Stützfaseru verschiedener Systeme und drittens sehr entwickelte Muskelfibrillen, die sogar quer gestreift sein sollen, erzeugt (vgl. Fig. 31, Taf. III). Wir haben hier also eine Protoplasmanasse vor uns, welche an gewisse Infusorien erinnert, z. B.



Textfig. 84.

Junge Chromatophore mit großem Centralkern und vielen peripheren kleineren Kernen. Aus Gieser Über die Natur und Entwicklung der Chromatophoren bei den Cephalopoden. Verhandl. d. Deutsch. Zoolog. Gesellsch. 1902.

an *Vorticella*, *Stentor*, deren Protoplasma sich ebenfalls nach der verschiedensten Richtung hin differenziert, unter andern auch Muskelfibrillen erzeugt, nur daß hier ein einziger Kern vorliegt.

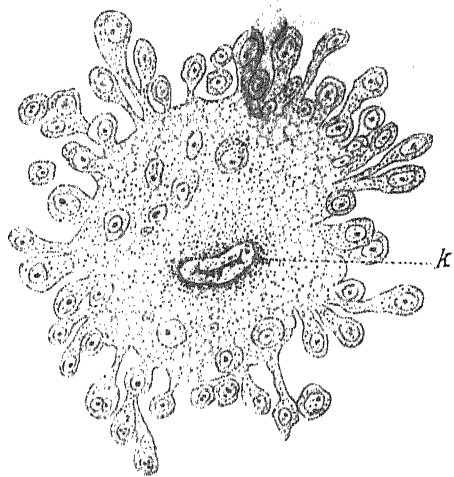
c) Gewissermaßen ein Bindeglied zwischen den durch kontraktile Substanz ausgezeichneten Protozoen und den Syncytien der Ovarien und der Spinalganglien stellen die Chromatophoren der Cephalo-

poden nach CHUN dar, insofern hier (vgl. Textfig. 84) aus einer einzigen Zelle durch fortgesetzte Kernteilung ein mehrkerniges Syncytium entsteht, dessen Kerne anfangs ebenfalls qualitativ gleich sind, später sich aber in einen großen Zentralkern und viele periphere kleine Kerne sondern, welche letztere die Zentren für die von der Zelle peripher abtretenden Radiärmuskelfasern abgeben, die integrierende Teile der Chromatophorenzellen bleiben.

Ähnlich liegen nach meiner Auffassung die Verhältnisse bei der VERNONSCHE Zelle des Insektenhodens (vgl. Textfig. 85 und oben S. 86—88).

f) Noch beweisender für die Hinfälligkeit des heutigen Zellbegriffs ist die Tatsache, daß viele der als Zellen angesehenen Bildungen Produkte von mehreren, meist sogar von ganz verschiedenartigen Zellen sind.

Dies gilt zunächst von vielen Eizellen. So gibt DOFFLEIN für die Tubularien an, daß das Ei durch Vereinigung einer Anzahl von Keimzellen syncytial entstehe, und zwar derart, daß nur der eine Kern des Syncytiums zur kräftigen Ausbildung gelangt und zum Keimbläschen wird, während die andern zugrunde gehen. Dasselbe nimmt auch LABBÉ für die Tubularien an, er sieht



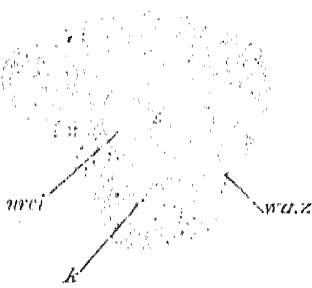
Textfig. 85.

VERNONSCHE Zelle mit Spermatogonien von *Bombyx mori* (nach TOYAMA). k, Kern der VERNONSCHE Zelle.

das Ei als ein durch Verschmelzung mehrerer Oocyten entstandenes Plasmodium an, in dem die nicht zu Keimbläschen werdenden Zellen später verschwinden. C. SCHNEIDER, welcher ein Gleiches bei *Synapta* beobachtete (vgl. Textfig. 86—89), trennt die am Aufbau des Eies beteiligten Zellen einerseits in Urei und anderseits in Wachstumszellen und bezeichnet das durch die Verschmelzung dieser beiden Zellarten entstandene definitive Ei als Mutterei. Auch in dem *Synapta*-Ei gehen die Kerne der Wachstumszellen vollständig verloren,

und das Mutterei zeigt auch nicht mehr die geringste Spur seiner syncytialen Entstehung.

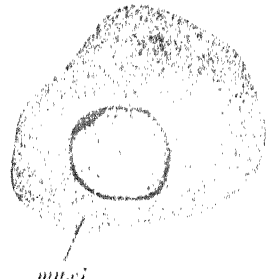
In andern Fällen bleiben von den Wachstumszellen die Kerne noch lange erhalten, so bei den Ascidien (vgl. Textfig. 86), deren Wachstumszellen meist als Testazellen bezeichnet werden, ebenso bei



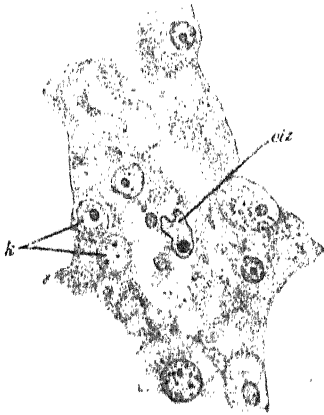
Textfig. 86.



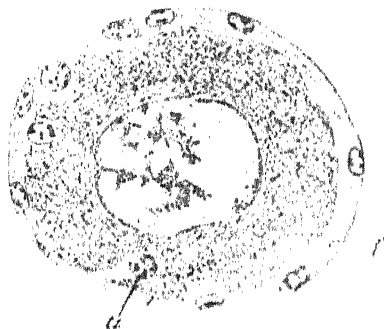
Textfig. 87.



Textfig. 88.



Textfig. 89.

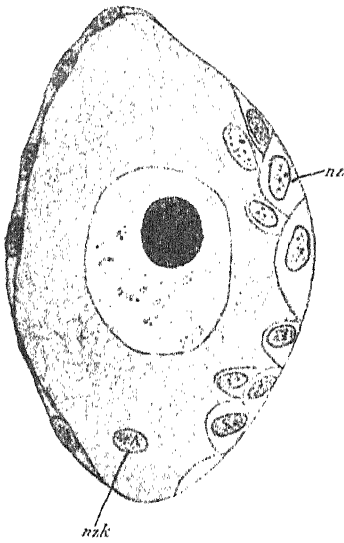


Textfig. 90.

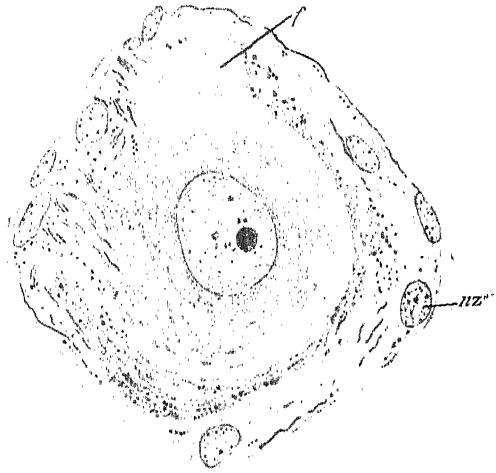
Fig. 86, 87, 88. *Synapta digitata*. Entwicklung der Eizellen. *mutterei*, Urei; *wa.z.*, Wachstumszellen; *k*, Kern der Wachstumszellen. Fig. 86, Urei noch deutlich, Fig. 87, in Verschmelzung, Fig. 88, Mutterei. Fig. 89. *Tubularia mesembryanthemum*. Wachstum der Eizellen. *eiz*, Eizelle in Verschmelzung mit Wachstumszellen (*k*, Kern derselben) begriffen. Fig. 86–89 aus SCHNEIDER, Vglg. Histologie. Fig. 90. Junges Ei von *Distaplia occidentalis*. *f*, Follikelepithel; *fz*, Testazelle (nach BARNARD u. a.)

Helix (vgl. Textfig. 91) u. a. Diese Kerne finden sich oft tief im Innern der Eizelle, nicht selten dicht beim Kern, und zeigen bisweilen noch karyokinetische Teilungen, der beste Beweis, daß es sich bei dieser Vereinigung von Ei- und Wachstumszelle nicht lediglich um eine Phagocytose der letzteren von seiten der ersteren handelt, wie von manchen Seiten geglaubt wird.

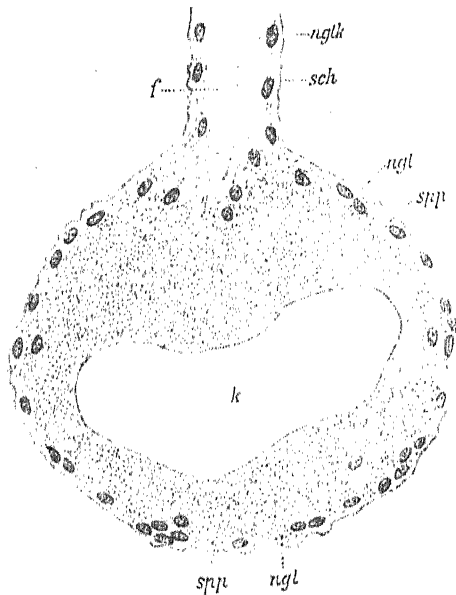
Genau wie bei den oben beschriebenen Eizellen liegen die



Textfig. 91.



Textfig. 92.



Textfig. 93.

Fig. 91. Eierstockszell von *Helix pomatia*. nz, Nährzelle; nzk, Nährzellkern (nach P. Onsr).

Fig. 92. Ganglienzelle von *Astacus fluviatilis*. Aus C. SCHMIDT, Vergleichende Histologie. f, Fortsatz der Ganglienzelle; nz, Neurogliazelle.

Fig. 93. *Pleurobranchus*. Ganglienzelle. Aus RONDZ, Ganglienzelle und Neuroglia. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XLII. f, Fortsatz der Ganglienzelle; k, Kern der Ganglienzelle; ngl, Neuroglia; nglk, Neuroglia-kern; spp, grobes Spongioplasma der Ganglienzelle; sch, Scheide der Ganglienzelle.

Verhältnisse bei den Ganglienzellen. Auch an ihrem Aufbau beteiligen sich zwei ganz verschiedene Zellarten (vgl. Fig. 1—14, Taf. V. Den Wachstumszellen der Eier entsprechen hier die Neurogliazellen. Die Übereinstimmung zwischen den Eiern und Wachstumszellen einerseits und den Ganglienzellen und Neurogliazellen anderseits ist diesbezüglich eine ganz auffallende, besonders gilt dies von den Fällen, in denen die Wachstumszellen bzw. Neurogliazellen um die Eier (vgl. Textfig. 90, 91), bzw. Ganglienzellen (vgl. Fig. 7—14, Taf. I und Textfig. 92, 93) follikelartig angeordnet sind. Alle Modifikationen, die in dem einen Falle auftreten, finden sich im andern Falle wieder, wie ich oben ausführlich dargelegt habe. Auch hier treten die Neurogliakerne sehr häufig tief im Innern der Ganglienzelle (Fig. 6, Taf. I und Textfig. 93) auf, nicht selten in großer Menge. Meist erscheinen sie als freie Kerne im Ganglienzellprotoplasma, bisweilen zeigt sich in ihrer Umgebung noch ein Rest des Neurogliagewebes.

Diese engen Beziehungen von Ganglienzelle und Neuroglia sind bereits von mir vor mehreren Jahren ausführlich beschrieben und in der Neuzeit im wesentlichen von HOLMGREN bestätigt, aber anders gedeutet worden. Auch er sah den Ganglienzelleib durchsetzt von »Ausläufern zunächst befindlicher multipolar gestalteter Zellen«, welche sich vielfach verzweigten und im Ganglienzellkörper ein eigenartiges Spongionplasma bildeten, das er Trophospongium nennt, genau wie ich es von den Neurogliazellen beschrieben hatte (vgl. z. B. Fig. 1, Taf. I, bzw. Photogr. 1 und die Textfig. 2, S. 12 und 4, S. 30, bzw. die Photogr. 3—9); auch er beobachtete, daß diese Trophospongien einem beständigen Wechsel unterworfen sind, was ich ebenfalls früher für die intracelluläre Neuroglia der Ganglienzelle nachgewiesen hatte. Während ich aber die engen Beziehungen zwischen Ganglienzelle und Neuroglia für primäre halte, die mit der Entstehung der Ganglienzelle in der oben (vgl. S. 11—41 u. S. 47 ff.) ausführlich angegebenen Weise im Zusammenhang stehen, glaubt HOLMGREN, daß seine Trophospongien genetisch den Ganglienzellen nicht zugehören, sondern daß es sich um eine sekundäre Bildung der Ganglienzellen handelt, die mit der Ernährung derselben in Beziehung steht, »daß die Nervenzellen«, wie er schreibt, »mit einer trophischen Organisation ausgestattet wären, die ursprünglich von andern multipolar gestalteten Zellen herrührte«, und daß die Saftkanälchen, wie er zuerst die Trophospongien nannte, »den morphologischen Ausdruck gewisser Phasen der stofflichen Einwirkung der Nervenzellen und der zugehörigen intrakapsulären Zellen aufeinander ausmachen« (vgl. Ausführlicheres oben).

Wir werden gleich sehen, daß die bei der Regeneration und der Neubildung der Ganglienzellen sich abspielenden Vorgänge durchaus für die von mir vertretene Auffassung der Neuroglia sprechen.

Mag dem da sein, wie da wolle, fest steht jedenfalls auch nach HOLMGREN, daß an dem Aufbau der Ganglienzellen und an dem in denselben sich abspielenden Lebensvorgängen zwei ganz verschiedene Zellarten beteiligt sind, ein Befund, der sich mit dem herkömmlichen Zellbegriff absolut nicht vereinigen läßt.

Ich habe schon in meinen früheren Arbeiten betont, daß die Ganglienzellen in Anbetracht ihrer engen Beziehungen zu der Neuroglia nicht mehr als Zellen in dem landläufigen Sinne, jedenfalls nicht als morphologische, sondern höchstens noch als physiologische Einheiten aufgefaßt werden könnten. Ebenso hat BÜTSCHLI mit Bezug auf den engen Komplex, welchen NANSSEN (vgl. S. 18/19) für die Crustaceen zwischen Ganglienzelle und Neuroglia beschrieben hatte, bereits die Ansicht ausgesprochen, daß unter diesen Umständen die Ganglienzellen nicht mehr als Zellen angesprochen werden könnten. Die Verbindung zwischen Ganglienzelle und Neuroglia ist aber nach meinen oben geschilderten Befunden in sehr vielen Fällen noch ungleich inniger und ausgebildeter, als NANSSEN sie bei den Crustaceen gefunden hat.

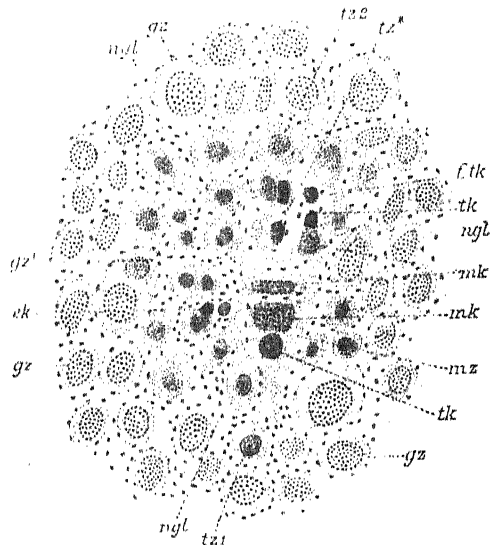
Was aber für unsern Zweck besonders von Bedeutung wird, ist die Tatsache, daß HOLMGREN gleich entwickelte Trophospongien, wie er sie entsprechend meiner intracellulären Neuroglia bei den Ganglienzellen traf, bei den verschiedensten andern Zellen (bei den Drüsenzellen von Pankreas und Parotis, bei den Epithelzellen des Darmes, Magens, Nebenhodens, bei den Leberzellen, Oocyten u. a.) wiedergefunden hat. Auch HOLMGREN hat sich der Erkenntnis nicht verschließen können, daß die Trophospongien eine Einrichtung darstellen, welche sich nicht mehr mit unserm Zellbegriff vereinigen läßt. Er faßte daher alle die durch Trophospongien ausgezeichneten Körperzellen als Zellen I. Ordnung, d. h. als Zellen »von einer höheren physiologischen und damit auch höheren morphologischen Dignität« zusammen und stellt sie den der Trophospongien entbehrenden Zellen als Zellen II. und niedriger Ordnung gegenüber.

g) Von großer Tragweite für die Beurteilung des Wertes der Zelle ist ferner auch die Tatsache, daß sich in derselben oft Vorgänge derselben Art abspielen, wie sie in Organen vorkommen.

eine ganz auffallende Übereinstimmung mit der Osteogenese. Bei der letzteren ist es das osteogene Gewebe, welches zuerst den Knochen (resp. Knorpel) zerstört und dann aus sich neu entstehen läßt. Bei der Regeneration, bzw. bei der Neubildung der Ganglienzellen ist es die Neuroglia, welche dieselbe Rolle spielt. Auch sie vernichtet zuerst das Ganglienzellprotoplasma und baut es dann neu auf. Dabei bleibt die Ganglienzelle entweder (Regeneration, vgl. Textfig. 94, bzw. die Photogr. 12—14) samt ihrem Kern erhalten und es wird nur ein kleiner Teil von ihr vernichtet, bzw. neugebildet, oder die Ganglienzelle geht als solche zugrunde (vgl. Textfigur 95, 96 und die Fig. 1 bis 9, Taf. II, bzw. die Photogr. 24—34), dann zerstört die Neuroglia fast den ganzen alten Ganglienzelleib und erzeugt um die durch Teilung (Fragmentierung) des alten Mutterkernes hervorgegangenen Tochterkerne neue Ganglienzelleiber.

Diese Form der Neuentstehung der Ganglienzellsubstanz erinnert an die enchondrale Verknöcherung. Auch der perichondralen gleichlaufende Vorgänge spielen sich in der Ganglienzelle ab und zwar embryonal, stellen also auch hier das Primäre dar, wie

auch in der Knochengenesse die perichondrale Ossifikation das Frühere (phylogenetisch, wie ontogenetisch) ist. Denn nach Goettes Untersuchungen an den Spinalganglien der Unke besitzen die neuangelegten Ganglienzellen nicht gleich eine fixe Grenze, sondern aus der umgebenden Grundsubstanz, die später zur Neuroglia wird, fügt sich ihnen fortwährend neues Protoplasma an (vgl. oben S. 22). Auch im ausgebildeten Tiere regenerieren nach meinen Untersuchungen die



Textfig. 95.

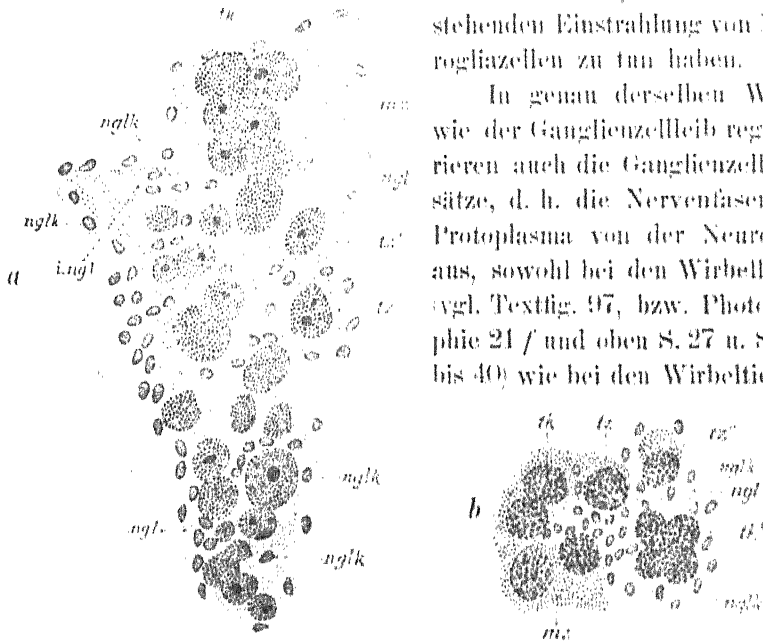
Platybranchia. Zerfall einer Riesenganglienzelle und Neubildung von Ganglienzellen. Aus Roman, Ganglienzellkern und Neuroglia. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XLVII. 1896. *gz*, kleine, die zerfallende Riesenganglienzelle rings umgebende normale Ganglienzellen; *mk*, zerfallender Kern der Riesenganglienzelle; *m.z*, Zelleib der Riesenganglienzelle; *n.gl.*, Neuroglia; *tk*, Tochterkerne; *f.tk*, frei in der Neuroglia liegender Tochterkern; *t.z.1*, *t.z.2*, *t.z.**, Tochterzellen.

Ganglienzellen oft noch an ihrer ganzen Peripherie in gleicher Weise ihr Protoplasma aus der umhüllenden Neuroglia.

Diese bei der Regeneration, resp. der Neubildung der Ganglienzellen sich abspielenden Vorgänge beweisen aufs deutlichste, daß wir es bei den engen Beziehungen zwischen der ausgebildeten Ganglienzelle und der Neuroglia im Sinne der Trophosphongien HORMERS mit einer primären Erscheinung und nicht mit einer sekundären der

Genese der Ganglienzellen fernstehenden Einstrahlung von Neurogliazellen zu tun haben.

In genau derselben Weise wie der Ganglienzellleib regenerieren auch die Ganglienzellfortsätze, d. h. die Nervenfasern ihr Protoplasma von der Neuroglia aus, sowohl bei den Wirbellosen (vgl. Textfig. 97, bzw. Photographie 21 f und oben S. 27 u. S. 37 bis 40) wie bei den Wirbeltieren.



Textfig. 96 a und b.

Limax. Durch Segmentierung des Kerns eingeleiteter Zerfall einer Riesenganglienzelle und Neubildung von Ganglienzellen. *mg*, Zellleib der zerfallenden Ganglienzelle (Mutterzelle); *ngl*, Neuroglia; *nglk*, Neurogliakern; *l. ngl*, intracelluläre Neuroglia; *t*, *t**, Tochterkern; *t'*, *t''*, Tochterzellen. Anz.

Rohde, Ganglienzellkern und Neuroglia. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XLVII. 1900.

Für die letzteren hat zuerst MAYER¹ nachgewiesen, daß im normalen Nerven eine De- und Regeneration von Nervenfasern vorkommt, welche, wie fast alle Autoren berichten, stets besonders durch eine sehr starke Vermehrung der SCHWANNschen Zellen, resp. Kerne, die den Neurogliazellen, bzw. Neurogliakernen entsprechen, charakterisiert wird. Die SCHWANNschen Zellen, resp. Neurogliazellen sind es auch

¹ S. MAYER, Über Vorgänge der Degeneration und Regeneration im unversehrten peripheren Nervensystem. Zeitschr. f. Heilkunde. 1881. Bd. II.

hier, welche, wie v. BÜNGNER¹ berichtet, die Markscheide und den alten Achsenzylinder vernichten, sich an deren Stelle setzen und schließlich den neuen Achsenzylinder aus sich hervorgehen lassen. Degeneration und Regeneration sind, genau wie ich es für die Ganglienzellen der Wirbellosen beschrieben habe, auch im Achsenzylinder der Wirbeltiere nach v. BÜNGNER weder zeitlich noch räumlich zu trennen, letztere schließt sich unmittelbar an erstere an und verläuft zum großen Teil ganz gleichzeitig mit ihr.

Bei der Osteogenese werden die indifferenten Bindegewebszellen, welche als osteogene Substanz in den verkalkten Knorpel eindringen, erst zu Knorpelmarkzellen, später teils zu Knochenmarkzellen, teils zu Osteoblasten, von denen die Entstehung des Knochengewebes ausgeht. O. HERTWIG² deutet die so verschiedene Tätigkeit derselben Zellen durch einen Funktionswechsel der Zellen. Dies trifft wahrscheinlich auch für die bei der Regeneration, resp. Neubildung von Ganglienzellen tätige Neuroglia das Richtige (vgl. unten S. 143).

Bedeutung ist ferner, daß dieselben Vorgänge, die sich in der Ganglienzelle, resp. deren Fortsatz abspielen, sich auch in der Punktsubstanz der Nerven und des Bauchmarks, resp. Ganglien, d. h. also in ganzen Geweben oder Organen wiederholen. Hier sind es die von mir in meinen früheren Arbeiten als Kommissurenzellen und Medianzellen beschriebenen Zellen, welche Neurogliazellen der gleichen Art und Bedeutung darstellen, wie wir sie eben bei den Ganglienzellen kennen gelernt haben, und mit ihren Fortsätzen in der Punktsubstanz in derselben Weise sich auflösen wie in der Ganglienzelle und oft wieder in ferner Übereinstimmung mit den Ganglienzellen nur in ihren Kernen erhalten bleiben. Die mir früher in ihrer Bedeutung unklar gebliebenen Kommissurenzellen, Medianzellen, bzw. freien Kerne der Punktsubstanz des Bauchmarks und der Nerven finden so ihre natürlichste Erklärung (vgl. oben S. 37—40).



Textfig. 97.

Plurobranchia. Fortsatz einer Ganglienzelle im Querschnitt. *n*, Neuroglia; *nk*, Neuroglia-kern; *nb*, baumförmig sich verästelnde Fortsätze der Neuroglia. Aus ROHDE, Ganglienzelle, Achsenzylinder usw. Arch. f. mikr. Anat. 1895. Bd. XLV.

¹ v. BÜNGNER, Über die Degenerations- u. Regenerationsvorgänge in Nerven nach Verletzungen. Beiträge zur pathol. Anat. u. zur allgemeinen Pathologie. Herausgeg. von ZIEGLER. Bd. X. 1891.

² O. HERTWIG, Die Zelle und die Gewebe.

2. Selbständigkeit des Kernes.

Bekannt ist, daß die Kerne der Zellen oft Wanderungen ausführen.

Besonders deutlich treten solche bei den Befruchtungsvorgängen zutage. So wandern die Wanderkerne der Infusorien aufeinander zu, resp. auf der die beiden in Copulation befindlichen Infusorien verbindenden Protoplasmabrücke beieinander vorüber, desgleichen zieht bei den Metazoen der Samenkern dem Eikern entgegen. Auch in vegetativen Zellen steuert der Kern stets den Punkten des größten Stoffwechsels zu usw.

Daß diese Bewegung nicht lediglich passiv durch Protoplasmaströmung hervorgerufen wird, sondern eine aktive von dem Kern selbst ausgehende ist, dafür spricht einerseits die eben berührte Beobachtung, daß die Wanderkerne der Infusorien in entgegen gesetzter Richtung beieinander vorüberziehen, und ein gleiches in vegetativen Zellen der Pflanzen auch Kern und Chlorophyllkörner, auf deren Bewegungsfähigkeit ich unten noch zurückkomme, tun, anderseits die von KORSCHULT bei den Ovarien der Insekten beobachtete Tatsache, daß die Kerne der Eier und der sogenannten Doppelzellen nach Art der Amöben pseudopodienartige Fortsätze von oft großer Zahl und Länge entsenden. Auch der Eikern der Wirbeltiere zeigt oft eine Fülle von amöboiden Fortsätzen, wie ich dies für *Cobitis* im I. Teil dieser Zelluntersuchungen¹ beschrieben und abgebildet habe, und FICK² es schon vorher nachgewiesen hatte.

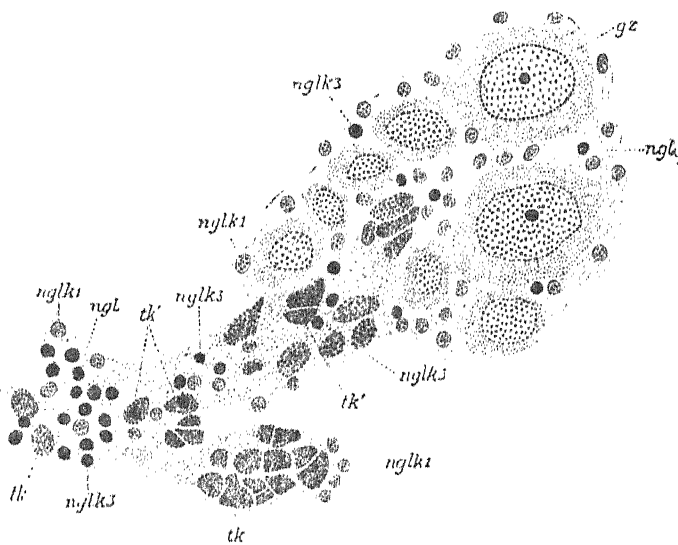
Zweifelsohne selbständige Bewegungen führen schließlich die Kerne der oben eingehend geschilderten chromophilen Ganglienzellen der Wirbeltiere (vgl. Fig. 1–8, Taf. III) aus. Der Zelleib stirbt ab und verändert vollständig seine Struktur. Die ursprünglich zentralen Zellkerne dagegen resp. ihre Teilstücke wandern nach der Peripherie der Zelle und verlassen diese schließlich ganz, während sie gleichzeitig ihre ursprüngliche Gestalt verlieren und die mannigfachste Form annehmen, welche offenbar durch ihre Bewegung bedingt ist. Da, wie bemerkt, der Zelleib zugrunde geht, so können auch die Wanderungen der Kerne nicht durch Protoplasmaströmungen der chromophilen Zellen hervorgerufen werden.

Ganz besondere Selbständigkeit der Bewegung gewinnen die

¹ l. c.

² Fick, Mitteilungen über die Eireifung bei Amphibien. Verh. Anat. Ges. Tübingen. Ergänzungsheft zu Bd. XVI d. Anat. Anz.

Kerne aber in den Syneytien, welchen wir im tierischen Körper in der Mehrzahl der Fälle statt der Zellen begegnen. Namentlich lehrreich diesbezüglich ist die Beobachtung von KAISER¹, daß bei der Entwicklung der Echinorhynchen (vgl. oben S. 97) von dem zentralen kernhaltigen Syneytium des Embryos sich bei der Entstehung der Muskulatur peripher ein Plasmamantel ablöst, welcher anfangs ganz kernlos ist und erst nach einiger Zeit seine Kerne von dem zentralen Syneytium dadurch erhält, daß diese am hinteren Ende in den Protoplasamantel eintreten und hier sich zerstreuen, ähnlich wie in



Textfig. 98.

Helix. Zerfallende Ganglienzelle. Teilung des Kernes durch Fragmentierung. Ablösung von kleinen nucleolusartigen Kernteilen *nglk1'* von den Kernstücken *tk'* und Übertritt der nucleolusartigen Kernteile in die Neuroglia *ngl*, in der sie als freie Kerne (*nglk3*) erhalten bleiben. *g*, kleine normale, die zerfallende Ganglienzelle rings umschließende Ganglienzellen; *nglk1*, typische Neurogliakerne. Aus Bourne, Ganglienzellkern und Neuroglia. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XLVII. 1896.

dem ebenfalls anfangs als mehrkerniges Syneytium erscheinenden Insektenei die zentralen Kerne erst später sich allmählich im Protoplasmaleib der Eizelle verteilen, um dann die Furchung hervorzurufen.

Im Zusammenhange mit dieser selbständigen Bewegungsfähigkeit der Kerne steht auch ihr Vermögen gewisse Stoffe aufzunehmen, zu transportieren und an bestimmten Stellen des Körpers, an denen sie gebraucht werden, abzuladen. Wenigstens sprechen viele Befunde für eine solche Auffassung.

¹ L. c.

Namentlich instruktiv nach dieser Richtung sind die in der Neuroglia auftretenden Kerne, so zunächst bei den Gastropoden. Hier besitzen die Neurogliakerne oft (vgl. Fig. 15–17, Taf. I) sehr verschiedene Form, Größe und Struktur. Die kleinsten Kerne (*nglk'*) gehen aus den größeren (*nglk* und *nglk''*) durch Abschnürung hervor, wandern in der Neuroglia umher und schließlich in die Ganglienzellen ein, um hier sich aufzulösen.

Wie von den großen Neurogliakernen, so trennen sich auch von den Kernen der zerfallenden Riesenganglienzellen (vgl. oben S. 11–11 und 47 ff. und Textfig. 98, S. 127 bzw. Phot. 32) kleine nucleolusartige Teile *nglk3'* ab, die in die Neuroglia übertreten, hier als vollständig selbständige Kerne *nglk3* erscheinen und wahrscheinlich zuletzt ebenfalls in andere Ganglienzellen eintreten.

Auch bei den Wirbeltieren dringen die Neurogliakerne in die Ganglienzellen ein und lösen sich in dem Protoplasma ebenfalls körnig auf (vgl. bes. Fig. 12–29, Taf. III). Besonders interessant sind hier die beim Untergange der sog. chromophilen Ganglienzellen zutage tretenden, oben (S. 103 ff.) ausführlich geschilderten Befunde, insofern sie es wahrscheinlich machen, daß die Neurogliakerne auch die Fähigkeit haben zerfallende Gewebsteile, im vorliegenden Falle Kernstücke, in sich aufzunehmen, um sie bei ihren Wanderungen andernorts wieder zu verwerten (vgl. Fig. 1–4, Taf. III).

Die Neurogliakerne zeigen also in ihrem Verhalten eine große Übereinstimmung mit den Leukoeyten. Betont sei, daß es sich bei den von mir beobachteten Fällen nicht etwa um sehr protoplasmaarme Leukoeyten, sondern um wirkliche Neurogliakerne handelt, die auch von anderer Seite als solche erkannt worden sind, so z. B. von VALENZA¹, der lange die intracellulären Neurogliakerne der Wirbeltiere gelungen, später sich aber folgendermaßen über sie ausgelassen hat: „J'ai eu l'occasion d'étudier l'écorce cérébrale d'un *Delphinus Delphis*, adulte et normal, de la Station zoologique de Naples, et j'ai pu constater, surtout dans les cellules pyramidales, la présence de noyaux de la neuroglie groupés et accolés à ces cellules, et on pouvait les observer même dans le cytoplasma nerveux de ces dernières. Quelle en est leur valeur? Peut-être ne sont-ils pas étrangers à l'évolution ultérieure de la cellule nerveuse et à la formation de jeunes cellules nouvelles.“

Das Auffallende dieses Befundes resp. meiner Auffassung wird etwas gemildert, wenn man berücksichtigt, welch große Selbständigkeit die Kerne bei den Befruchtungs- und Teilungsvorgängen im Tier- und Pflanzenreich zeigen.

¹ Compt. rend. 1896.

Wahrscheinlich kommen im Tierreich gleich selbständig sich bewegende und wirkende Kerne, wie es die von mir beschriebenen Kerne der großen Neuroglia-syneytten sind, viel häufiger vor, als allgemein angenommen wird. Bekannt ist, daß junge Leucocyten selbst bei starker Vergrößerung einen Protoplasmaleib nicht erkennen lassen. Vielleicht sind auch die im zentralen Nervensystem der Wirbeltiere vorkommenden freien Kerne der Autoren bezüglich der Selbständigkeit den von mir beobachteten an die Seite zu stellen.

3. Die Zellen setzen sich aus Chondren (Granula) zusammen, welche die eigentlichen Elementarorganismen des tierischen und pflanzlichen Körpers darstellen.

Wir haben also gesehen:

1) daß der tierische (wie der pflanzliche) Körper sich zum weit-aus größten Teil nicht aus gesonderten Zellen, sondern aus Syneytten aufbaut, welche sehr häufig nur als mehrkernige durchaus einheitliche Protoplasmamassen erscheinen;

2) daß auch embryonal die Syneytten eine große Rolle spielen, daß ganze Gewebe von vornherein schon als Syneytten angelegt werden, daß in andern Fällen zwar mehr oder weniger deutlich zellähnliche Bildungen embryonal zur Sonderung kommen, daß diese Embryonalzellen aber ein ganz gleichwertiges Zellmaterial darstellen, und die gewebliche Differenzierung erst erfolgt, nachdem die Embryonalzellen zu Syneytten verschmolzen sind;

3) daß eine Zelle, wie die Chromatophore der Cephalopoden nach CHUN, viele der Form wie der Qualität nach ganz verschiedene Kerne enthalten kann, welche alle durch Teilung aus einem einzigen Kerne hervorgehen;

4) daß viele der als Zellen aufgefaßten Bildungen Produkte von mehreren oft ganz verschiedenartigen Zellen darstellen;

5) daß in der einzelnen Zelle sich häufig Prozesse genau derselben Art wie in ganzen Organen abspielen;

6) daß die Zellen oft Fremdkörper enthalten, alles Befunde, welche sich mit der heute allgemein vertretenen Auffassung von dem Wesen der Zelle nicht vereinigen lassen, welche vor allem beweisen, daß die Zellen keine Elementarorganismen darstellen, dagegen durchaus im Einklang mit der von ALTMANN begründeten Granulalehre stehen, nach welcher die Zelle ein Syneytium von Granula ist, welche die eigentlichen Elementarorganismen des

tierischen Körpers darstellen. Je tiefer ich in den Bau der Zelle eindringe, desto mehr überzeuge ich mich von der Richtigkeit dieser Theorie, wie überhaupt sich von Jahr zu Jahr die Zahl der Anhänger derselben mehrt¹.

Auf die Granulalehre werde ich aber erst in einer späteren Abhandlung näher eingehen, heute will ich nur einige Punkte, die für den vorliegenden Fall von besonderem Interesse sind, anführen.

BÜTSCHLI hat, wie schon oben erwähnt und gleich weiter ausgeführt werden wird, zuerst den Gedanken ausgesprochen, daß der Kern das Primäre der Zelle ist. Der wesentliche Bestandteil des Kerns ist das Nuclein, das geformt als Nucleinkörper auftritt. Diese Nucleinkörper sind es, an welche die experimentell nachgewiesene hohe Bedeutung des Kerns für die Zelle sowohl während der Teilung als auch außerhalb derselben gebunden ist. ALTMANN vertritt dieselbe Auffassung bezüglich der Priorität des Kerns wie BÜTSCHLI und glaubt, daß der Kern besonders reines Protoplasma enthalte. Am primitivsten dürfen wir die Nucleinkörper wohl in der Eizelle annehmen. Von diesen Nucleinkörpern der Eizelle habe ich im 1. Teil dieser Zelluntersuchungen nachgewiesen, daß sie eine sehr große Selbständigkeit und in ihrem Verhalten eine ganz auffallende Übereinstimmung mit den Spaltpilzen zeigen, auf welche ALTMANN seine Granula phylogenetisch zurückführt. ALTMANN faßt diese Spaltpilze und seine Zellgranula unter dem gemeinsamen Namen »Bioblasten« zusammen und trennt die Spaltpilze als Autoblasten von den Zellgranula als Cytoblasten, welche letztere er wieder in Karyoblasten und Somatoblasten sondert. Die Karyoblasten ALTMANNs, d. h. die Nucleinkörper, welche ich im folgenden oft als Nucleochondren bezeichnen werde, erscheinen häufig kettenartig hintereinander geordnet (Textfig. 99 c, d), genau wie in vielen Fällen die Autoblasten ALTMANNs (die Nematogene COINs [Textfig. 100]). Besonders deutlich tritt diese Kettenform bei der Entstehung der Nucleinkörper aus den Nucleolen zur Ausbildung (vgl. Textfig. 99 a, b). In andern Fällen entstehen bei der Abschnürung der Nucleinkörper von den Nucleolen Bildungen, welche wie Basiden mit Sporen aussehen, worauf schon CARNOY aufmerksam gemacht hat (vgl. Textfig. 99 e).

Bemerkenswert ist schließlich, daß die Ketten sowohl der

¹ Besonders auffällig ist die große Übereinstimmung, welche junge Zellen der verschiedensten Art in Form, Anordnung, Färbbarkeit usw. der Granula zeigen, so daß z. B. junge Ei- und Ganglienzellen einen zum Verwechseln gleichen Zelleib aufweisen.

Nucleinkörper wie der Autblasten oft in gewissen Abständen von größeren Gliedern unterbrochen werden (vgl. Textfig. 99 *f, g* und 100 *b*).

Besonders deutlich tritt die Selbständigkeit der Nucleinkörper bei niederen Tieren hervor. So wandern bei den Foraminiferen (*Polysommella*), wenn die reproduktive Periode beginnt, die Nucleinkörper aus dem bläschenförmigen Kern, der seine Membran verliert, in den Zelleib über und zerstreuen sich hier allenthalben als selbst-



Textfig. 99 a—g.

Textfig. 100 a—g.

Fig. 99. Kettenartige Anordnung der Nucleinkörper und Entstehung derselben aus den Nucleolen durch Sprossung. Froeschel. *f, g*, einige Glieder der Kette ragen durch besondere Größe hervor. *a—f* aus Romde, Untersuch. über den Bau der Zelle. I. Diese Zeitschr. 1903. *g* aus CARSOV et LEBRUN, La vésicule germinative et les globules polaires chez les Batraciens. La Cellule 1897/98.

Fig. 100. Bakterien. *a, b, c*, *Leuconostoc mesenteroides*. *a*, Zellen ohne Gallertkapsel; *b*, rosenkranzartige Fäden der *Zoogloen*, einige Glieder des Rosenkranzes ragen durch besondere Größe hervor; *c*, Teil einer erwachsenen *Zoogloen*. *d*, *Streptococcus*; *e*, *Micrococcus*. *a—c* aus STRASBURGER, Lehrbuch der Botanik. *f, g*, *Bacillus bütschlii* aus SCHAUDINN, Beitr. zur Kenntnis der Bakterien und verwandte Organ. Arch. für Parasitenkunde. I. 1902.

ständige Elemente, wobei sie oft ihre Gestalt verändern. Erst später vereinigen sich je eine Anzahl derselben wieder zu einem größeren Körper, welcher dann den Kern der jungen Foraminiferen repräsentiert. Ähnliche Verhältnisse liegen nach SCHAUDINN bei den Coccidien vor. Dasselbe gilt ferner für die Radiolarien (*Thalassicola*), nur daß hier je ein Nucleinkörper zum Zentrum der Schwärmospore wird. Genau dieselben Vorgänge wiederholen sich auch in gewissen Fällen bei den Gewebszellen höherer Tiere, so bei den Riesenganglienzellen von *Doris*. Hier wandern, wie ich oben (vgl. Textfig. 25 S. 48) und schon früher in mehreren Arbeiten geschildert habe, die im Kern

massenhaft auftretenden Nucleolen, welche eine bestimmte Form der Nucleinkörper darstellen, genau wie bei *Thalassicola* aus dem Kern in den Zelleib der Ganglienzelle und leiten dann die Entstehung von Tochterzellen ein.

Namentlich interessant und beweisend für die große Selbständigkeit der Nucleochondren (Nucleinkörper) ist die Entdeckung R. HERTWIGS¹, daß bei *Actinosphaerium* auch außerhalb der Teilungsperiode Nucleinkörper (Chromidien) aus dem Kern in den Zelleib übertreten, dauernd hier bleiben, »wie kleine Amöben aussehen und sich bei Karminbehandlung ganz wie das Chromatin des Kerns färben«. Bei Exemplaren, welche zu Encystierungsversuchen in Hungerkulturen gehalten wurden, konnte HERTWIG sogar beobachten, »daß schließlich alle Kerne aufgelöst wurden und die Kernsubstanz nur noch durch die ‚Chromidien‘ vertreten wurde«. Ich komme auf diese hoch interessanten Befunde im nächsten Abschnitt noch einmal zurück.

Der Kern der Zelle stellt also nur eine höhere Einheit dar, zu welcher die Nucleinkörper bei den Metazoen dauernd zusammen-treten (vgl. unten), er stellt ein Organ der Zelle dar, das in dieser eine große Selbständigkeit besitzt und gleichzeitig von Einfluß auf die in der Zelle sich abspielenden Lebensvorgänge ist.

In der Zelle kommen aber neben dem Kern noch eine ganze Anzahl von Gebilden vor, welche gleiche Selbständigkeit wie der Kern besitzen und von diesem ganz oder fast unabhängig sind.

Am bekanntesten und im Tier- wie im Pflanzenreich am verbreitetsten sind die Centrosomen oder Centrochondren. Sie zeigen in ihrer Größe und Gestalt große Ähnlichkeit mit einem Nucleochonder und sind einem solchen wohl auch morphologisch, jedenfalls phylogenetisch, gleichzustellen. Sie teilen sich vollständig selbständig, unbeeinflusst vom Kern, und pflanzen sich direkt von Zelle zu Zelle fort.

Gleich selbständige Chondren wie diese Centrochondren (Centrosomen) gibt es aber in den Zellen noch viele. So sind ihnen in der Pflanzenzelle an die Seite zu stellen die Trophoplasten, d. h. die Stärkebildner (Leucoplasten), Chlorophyllkörner (Chloroplasten), Farbstoffkörner (Chromoplasten), welche ebenfalls ganz unabhängig vom Zellkern sich teilen, von Zelle zu Zelle sich vererben und selbständig funktionieren. Auch die Vacuolen werden von manchen Botanikern als besondere Zellorgane betrachtet, die sich selbständig von Zelle auf Zelle übertragen. Hierher gehören ferner die erst in der Neuzeit

¹ Vgl. bes. R. HERTWIG, Die Protozoen und die Zelltheorie. Archiv für Protistenkunde. I. Bd. 1902.

bekannter gewordenen Mitochondrien, die ich im III. Teil dieser Zelluntersuchungen¹ für die Ganglienzellen spezieller beschrieben habe. Dieselben zeigen eine ganz unverkennbare Übereinstimmung mit den Nucleochondren, insofern sie gleich diesen oft kettenartig sich anordnen und aus höheren Einheiten, den Sphären oder Idiozomen (Mitochondrienkörper MEVES) durch Sprossung hervorgehen, ähnlich wie die Nucleochondren aus den Nucleolen hervorsprossen. BENDA², der auf die Mitochondrien zuerst aufmerksam gemacht hat, betont gleichfalls, daß dieselben oft streptokokkenartig angeordnet sind (vgl. Ausführlicheres im III. Teil dieser Zelluntersuchungen¹). Auch die Mitochondrien vererben sich selbständig³.

Zweifelsohne enthält außer den eben angeführten Chondren der tierische wie pflanzliche Körper noch eine ganze Anzahl in ihren Funktionen sehr selbständiger, vom Kern kaum abhängiger Chondren. Dies gilt zunächst wahrscheinlich von vielen Intercellular- und Cuticularsubstanzen.

Wir wissen, daß in der Intercellularsubstanz des fibrillären Bindegewebes und des Knorpels ganz unabhängig von den Bindegewebszellen bzw. Knorpelzellen die Bindegewebs- und elastischen Fasern entstehen (vgl. oben S. 99 ff.). Es müssen also auch hier ganz selbständig tätige Chondren vorkommen⁴.

Ferner habe ich oben an verschiedenen Stellen betont, daß die dicke und sehr kompliziert gebaute Cuticula der Nematoden nach der letzten Häutung der Tiere sich noch um ein Vielfaches verdickt und vergrößert, wobei alle ihre Strukturen gleichen Schritt mit dem Wachstum der Cuticula halten. Nach ZUR STRASSEN⁵ ist die Cuticula ein Verschmelzungsprodukt von Ectodermzellen, deren Kerne vollständig verloren gehen. Wir müssen also auch in diesem Falle auf sehr selbständige Chondren schließen. Stellt die dicke Cuticula der Nematoden aber ein Differenzierungsprodukt des verhältnismäßig minimal dünnen Subcuticularsyncytiums dar, so könnte doch bei der

¹ Diese Zeitschr. 1904.

² BENDA, Neuere Mitteilungen über die Histogenese der Säugetierspermatozoen. Verh. d. physiol. Ges. zu Berlin. 1896/97.

³ Wenigstens kann man die für die Samenzellen vorliegenden Befunde so deuten, insofern von den Autoren angegeben wird, daß die Mitochondrien hier in einen Teil des Spermatozoons übergehen. Vgl. den III. Teil dieser Zelluntersuchungen.

⁴ Für die elastischen Fasern des Knorpels ist nachgewiesen worden, daß sie aus Körnchen, die sich längs reihen, entstehen.

⁵ O. ZUR STRASSEN, l. c.

sehr geringen Zahl und Größe der Subcuticularkerne kaum eine wesentliche Beeinflussung der Chondren der Cuticula von diesen Kernen aus angenommen werden.

Interessant nach dieser Richtung hin sind ferner auch die roten kernlosen Blutkörperchen der Säugetiere. Mag man sie auffassen, wie man wolle, fest steht doch jedenfalls, daß sie dem gleich roten und hämoglobinhaltigen Zellleib der kernhaltigen Blutkörperchen der niederen Wirbeltiere gleich zu setzen sind und wie dieser funktionieren. Eine Zusammensetzung der roten Blutkörperchen aus Chondren ist aber nachgewiesen worden, die Chondren der roten kernlosen Blutkörperchen der Säugetiere müssen also gleichfalls durchaus selbständig wirkende Bildungen darstellen.

Auch das Protoplasma der Infusorien zeigt nach vielen Richtungen große Unabhängigkeit von dem Kern (VERWORN), enthält also mit andern Worten auch viele vom Kern gar nicht oder wenig beeinflusste Chondren.

Bei der Bewegung der Flimmern sollen ebenfalls Chondren eine große Rolle spielen, wenigstens ist in sehr vielen Fällen am Grunde der Flimmern je ein Körperchen von dem Aussehen der Centrosomen nachgewiesen worden, welches von den meisten Autoren auch den Centrosomen gleichgestellt und direkt als Centrosoma der Flimmern bezeichnet wird.

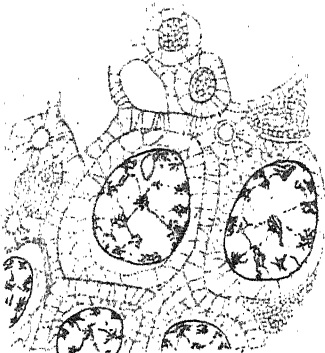
Daß diese am Grunde der Flimmern auftretenden Chondren aber nicht ausschließlich mit der Bewegung etwas zu tun haben, ist durch die neuesten Untersuchungen von NILS-HOLMGREN¹ nachgewiesen worden, nach denen Chondren entsprechend den Flimmercentrosomen der Autoren auch am Grunde von Flimmern vorkommen, die sich nicht bewegen, so bei den Flimmern, durch deren Verklebung der Stäbchensaum des Mitteldarmepithels der *Chironomus*-Larven und des Darmkanals von *Ascaris* (desgleichen des Körperepithels und Mitteldarmes von *Chaetoderma*) entsteht. Da diese Chondren im *Ascaris*-Darm sogar sehr groß sind, so können sie, wie dies auch NILS HOLMGREN betont, nicht bloß Centren für die Bewegung der Flimmern sein.

Wahrscheinlich spielen diese Chondren bei der Entstehung der Flimmern bzw. des Stäbchensaums eine Rolle und stehen den sog. Zellhautbildnern sehr nahe. Bekannt ist, daß die Zellplatte der pflanzlichen Zellen, aus welcher später die Cellulosemembran der Pflanzenzelle hervorgeht, ebenfalls durch Verschmelzung von Chondren

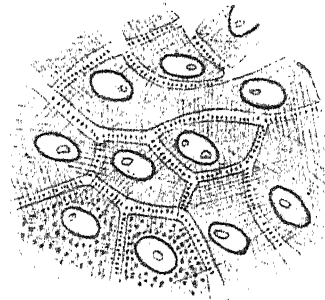
¹ NILS HOLMGREN, Anat. Anz. 1902, 1903.

entsteht. Chondren gleicher Art sind auch in vielen Fällen bei der Bildung der Zellhaut der Tiere beobachtet worden.

Diese Zellhautbildner sind für unser Thema von großem Interesse. Wir wissen, daß selbst in den Fällen, in welchen Zellen zur schärferen Sonderung kommen, im tierischen wie pflanzlichen Körper sehr häufig die Protoplasmastrukturen der benachbarten Zellen, namentlich deutlich beim Vorkommen von Interellularbrücken, direkt ineinander sich fortsetzen, so daß das Mitom der ganzen Zelllage, bzw. des ganzen Gewebes als ein durchaus einheitliches Netzwerk erscheint (vgl. Textfig. 101 u. 102, ferner Textfig. 42, S. 72). Die Zergliederung der einheit-



Textfig. 101.



Textfig. 102.

Fig 101—102. Einheitlichkeit des Mitoms aller Zellen eines Gewebes. Fig. 101. *Myxine glutinosa*. Hornzahn. Aus der Mitte des Pokalzellenkegels. Schnitt. Aus STODNIČKA, Über einige Modifikationen des Epithelgewebes. Sitzungsber. d. königl. böhm. Ges. d. Wiss. Math.-naturw. Klasse. 1899.

Fig. 102. Feiner Schnitt aus der mittleren Partie der Keimschicht der menschlichen Haut. Zellfibrillen und Interellularbrücken mit knopfartigen Verdickungen. Aus REINKE, Zellstudien. Arch. f. mikr. Anat. 1894.

lichen Protoplasamasse in einzelne Zellterritorien erscheint dann wieder als ein Werk von Chondren, d. h. der Zellhautbildner.

Wir müssen also sagen, der tierische und pflanzliche Körper wird nicht von Zellen gebildet, sondern Tier und Pflanze bilden Zelle, ein Satz, der für die Pflanzen schon von DE BARY ausgesprochen worden ist¹.

¹ Eine ähnliche Auffassung wie DE BARY hat auch SACHS für die Pflanzenzelle vertreten. Daß aber die Energiedentheorie in der schroffen Form, wie sie von SACHS verfochten worden ist, sich nicht halten läßt, hat R. HERTWIG in sehr klarer und überzeugender Weise nachgewiesen (die Protozoen und die Zelltheorie, I. c.). FROMMANN hat sich über diese Frage folgendermaßen ausgelassen (die Zelle, Realencyklop. d. gesamten Heilkunde 1890): »Nach dem Mitgeteilten kann nicht . . . der Körper als ein bloßes Konglomerat von Zellen angesehen werden, die durch ihre Membranen völlig voneinander abgeschlossen

4. Verhältnis von Zellkern und Zelleib der Metazoen (und Infusorien) zum Zentralkörper (Bütschli) der Bakterien und die Bedeutung der Chromidien bzw. Chromidialnetze (R. Hertwig) der Rhizopoden und Monothalamien für den Begriff Protoplasma.

BÜTSCHLI¹ war es, der zuerst konstatierte, daß Bakterien und Oscillatorien eine dem Zellkern der höheren Tiere sehr ähnliche Bildung, d. h. einen Zentralkörper besitzen, welcher bei Verdauung durch Magensaft nicht aufgelöst wird und den Nucleinkörpern färbereich gleichkommende Körnchen einschließt. Derselbe wird gewöhnlich von einer ganz dünnen Protoplasmaschicht überzogen, bisweilen findet sich diese nur an beiden Enden des Organismus, in manchen Fällen fehlt sie vollständig und die ganze Bakterie besteht nur aus dem Zentralkörper. BÜTSCHLI deutete seinen Zentralkörper als Zellkern und vertrat daher die Ansicht, daß die Bakterien in vielen Fällen nur den Wert eines Zellkerns haben.

Dieser Auffassung, daß der Kern der ursprüngliche Teil der Zelle sei, tritt besonders R. HERTWIG² ganz entschieden entgegen, und zwar auf Grund folgender interessanter Entdeckung. HERTWIG fand einerseits bei gewissen Rhizopoden, nämlich bei der Heliozoe *Actinosphaerium*, neben dem Kern allenthalben im Zelleib kleinste Körperchen, welche die typische Karminfärbung des Kernchromatins zeigten, auf Nucleinkörper, die aus dem Kern in den Zelleib übertreten, zurückzuführen sind und von ihm »Chromidien« genannt werden, anderseits sah er bei Monothalamien ganz ähnlich wie die Chromidien reagierende und gleich diesen als Abkömmlinge des Kerns zu betrachtende Elemente netzartig sich im Protoplasma ausbreiten, und in ihren Existenzbedingungen ziemlich unabhängig voneinander sind, es bestehen vielmehr in den Geweben und Organen so zahlreiche Verbindungen zwischen gleichartigen und ungleichartigen Zellen, daß es vollkommen gerechtfertigt ist, den ganzen Körper als eine einheitliche Masse lebender Substanz, als ein Synplasma aufzufassen. Damit sind weder Verschiedenheiten in der Beschaffenheit der Netzfäden und der Maschensubstanz innerhalb der Zelle, in der Membran, wie in Intercellularen und Grundsubstanzen bei Zellen der gleichen und verschiedenen Art ausgeschlossen, noch trotz ihrer Verbindungen eine gewisse Selbständigkeit und Unabhängigkeit der einzelnen Zellindividuen bezüglich der in ihnen ablaufenden Lebensvorgänge, der Ernährung, des Wachstums, der Teilung wie der Art und Weise, wie sie auf innere und äußere Reize reagieren.«

¹ O. BÜTSCHLI, Über den Bau der Bakterien und verwandter Organismen. Leipzig 1890.

² Vgl. bes. R. HERTWIG, Die Protozoen und die Zelltheorie, I. c.

weshalb er sie »Chromidialnetz« bezeichnet. Da R. HERTWIG drittens in beiden Fällen verfolgen konnte, daß vorübergehend der Kern ganz fehlte und die Chromidien bzw. das Chromidialnetz dann allein den ganzen Kernapparat vertrat, so glaubte er, daß auch im Zentralkörper der Bakterien und Oscillatorien nicht ein eigentlicher Kern, sondern ein von Chromidien erfüllter Protoplasmakörper vorliege. Er schreibt: »Unter diesen Umständen scheint mir folgende Umdeutung der Beobachtungen BÜTSCHLIS am meisten Berechtigung zu haben. Die Bakterien und Cyanophyceen sind Organismen, bei denen ein Kern als histologisch definierbares Zellorgan noch fehlt, bei denen aber das Protoplasma von einem Chromidialnetz durchzogen wird. Ist das Chromidialnetz gleichmäßig, durch die ganze Zelle hindurch entwickelt,« so zeigen die Organismen keine rein protoplasmatische Rindenschicht, wie ja auch bei encystierten Arcellen das Protoplasma nirgends über die Chromidialschicht hinausragt; ist das Chromidialnetz dagegen retrahiert, so kommen in verschiedener Ausdehnung rein protoplasmatische Partien zum Vorschein.«

SCHAUDINN¹ verdanken wir schließlich die wichtige Beobachtung, daß bei *Bacillus Bütschlii* zur Zeit der Sporenbildung vorher ganz selbständig auftretende Nucleinkörper zu einer einheitlichen Bildung sich vereinigen, welche in dem Organismus ganz den Eindruck eines Zellkerns macht (vgl. Textfig. 100 f, g). Er sagt¹: »Ich habe die Vorstellung, daß die Kernsubstanzen, welche schon bei höheren Mikroorganismen (vielleicht auch bei andern Bakterien im Zentralkörper BÜTSCHLIS) in einem morphologisch differenzierten Gebilde, dem Zellkern, eine bestimmte Gruppierung und Organisation angenommen haben, bei unserm *Bacillus* während des größten Teiles seines Lebens diffus durch das Plasma verteilt sind; nur bei der Sporenbildung kommt es zur Ausbildung eines den echten Zellkernen der höheren Organismen vergleichbaren Gebildes; ich meine die erste Anlage der Spore, die morphologisch einem einfachen Zellkern, wie wir ihn von vielen Protozoen kennen, außerordentlich ähnlich ist. Also nur für eine kurze Lebensperiode kommt es zur morphologischen Sonderung von Kernsubstanz (in Form eines Zellkerns) und Protoplasma.« Am Schlusse eines zweiten Aufsatzes² faßt er seine Ansicht über das Verhältnis von Kern und Zelleib folgendermaßen zusammen: »Solange

¹ SCHAUDINN, Beiträge zur Kenntnis der Bakterien und verwandter Organismen. I. *Bacillus Bütschlii* n. sp. Arch. f. Protistenk. I. Bd. 1902.

² SCHAUDINN, Beiträge zur Kenntnis der Bakterien und verwandter Organismen. II. *Bacillus sporonema* n. sp. Ibid. II. Bd. 1903.

keine morphologische Sonderung des Kerns und Protoplasma möglich ist, scheint es mir überflüssig darüber zu streiten, ob die Bakterienzelle einen plasmalosen Zellkern oder ein kernloses Protoplasma darstellt, da für mich Kernsubstanz und Protoplasma unzertrennliche Gebilde sind.«

Mein Standpunkt in der vorliegenden Frage ist folgender:

Zunächst müssen meiner Ansicht nach die Begriffe Protoplasma und achromatische Substanz schärfer voneinander getrennt werden, als wie es bisher seitens der meisten Autoren geschehen ist. Das Protoplasma des Zelleibes der Metazoen besteht nach meiner Auffassung aus achromatischer Substanz und Cytochondren, welche innig miteinander verbunden sind. Die letzteren sind es, welche dem Protoplasma des Zelleibes der Metazoen seine Färbbarkeit verleihen. Ein solches Protoplasma kommt unter den Protozoen nur noch bei den Infusorien vor. Die niedriger stehenden Protozoen haben zwar einen Zelleib, dieser enthält aber noch kein Protoplasma im Sinne des Metazoenprotoplasmas, sondern entweder nur achromatische Substanz, welche genau der achromatischen Substanz des Kerns entspricht (Bakterien) oder achromatische Substanz plus Chromidien (Actinosphärien, Monothalamien). Die Cytochondren des Zelleibes der Metazoen und Infusorien sind Derivate und Differenzierungsprodukte der Nucleinkörper des Kerns, und die von HERTWIG beschriebenen Chromidien bzw. Chromidialnetze stellen die Übergangsform zwischen Nucleochondren und Cytochondren dar.

Die niedrigsten Formen der Bakterien bestehen nur aus dem Zentralkörper im Sinne BÜTSCHLIS, welcher sich genau wie der Zellkern der Metazoen aus achromatischer Substanz und Nucleinkörpern zusammensetzt. Die Differenzierung des Zelleibes und Zellkernes im Sinne der Metazoen kann in doppelter Weise erfolgen: Entweder konzentrieren sich die Nucleinkörper des Zentralkörpers auf einen zentralen Punkt zu einer einheitlichen Bildung, die zum Zellkern wird, während die restierende, diesen rings umgebende nucleinfreie achromatische Substanz zum Zelleib wird — diese Auffassung wird durch die Befunde SCHAUDINNS bei *Bacillus Bütchlii* gestützt und offenbar auch von R. HERTWIG geteilt — oder der ganze Zentralkörper BÜTSCHLIS bleibt als Kern erhalten und der Zelleib entsteht dadurch, daß die achromatische Substanz über den Zentralkörper heraustritt und ihn allenthalben umfließt, eine Auffassung, die besonders von ALTMANN vertreten wird.

Die weitere (phylogenetische) Differenzierung dieses nur aus achromatischer Substanz zusammengesetzten Zelleibes haben wir uns

dann so vorzustellen, daß die Nucleochondren des Kerns in den Zelleib übertreten, das sind die Chromidien HERTWIGS, dann netzartig sich im Zelleibe ausbreiten, das sind die Chromidialnetze HERTWIGS und schließlich sich unter Veränderung ihrer Funktion und Färbbarkeit zu den Cytochondren des Zelleibes differenzieren, wie sie im Protoplasma der Infusorien und höheren Tiere in engster Vereinigung mit der achromatischen Substanz vorkommen¹.

Meine Auffassung, daß der Zelleib der niederen Protozoen noch kein Protoplasma im Sinne der Metazoen, sondern nur achromatische Substanz enthält, gründet sich auf die Beobachtung R. HERTWIGS, daß das Protoplasma der niederen Protozoen sich im Gegensatz zu demjenigen der Infusorien und Metazoen auffallend schnell entfärbt. R. HERTWIG bezeichnet die (achromatische) Substanz des Zelleibes der niederen Protozoen auch stets als Protoplasma, betont aber bereits, daß dieses Protoplasma der Protozoen etwas andres sei als das Protoplasma der höheren Tiere. Da er nicht auf dem Standpunkt der Granulalehre steht, nennt er die stark färbbare Substanz, welche dem Zelleib der Infusorien und Metazoen gegenüber demjenigen der niederen Protozoen eigentümlich ist, kurz »Chromatin«. HERTWIG läßt sich in seiner diesbezüglichen hochinteressanten Abhandlung folgendermaßen über seinen Standpunkt aus: »Ich habe bei meinen Auseinandersetzungen bisher die Worte Kern und Protoplasma gebraucht, als ob die durch sie ausgedrückten Begriffe in bezug auf die Funktionen der Zelle bei Protozoen und Metazoen ganz gleichwertig und daher auch überall vollkommen vergleichbar seien. Dies ist aber in keiner Weise bewiesen. Für diejenigen Protozoen, bei denen noch ein Drittes, das Chromidialnetz, vorhanden ist, ist diese Auffassung sogar nicht einmal wahrscheinlich. Ich habe die Chromidien und das Chromidialnetz im allgemeinen dem Kern zugerechnet. Damit ist aber keineswegs gesagt, daß sich bei Heliozoen und Monothalamien Kern + Chromidialapparat zum Protoplasma genau so verhält, wie der Kern zum Protoplasma bei tierischen Zellen oder auch bei

¹ SCHAUDINN läßt die Möglichkeit offen, daß das Nuclein, welches sich bei der Sporenbildung (von *Bacillus Bittschlii*) zum Zellkern vereinigt, während der vegetativen Periode gelöst im Protoplasma vorkomme und sich erst später zu den Körnchen niederschlage, die anfangs das Körnerband und dann den Zellkern bilden. Ich möchte an der Auffassung festhalten, daß die in den Knotenpunkten der Alveolen des Zelleibes während der vegetativen Periode auftretenden Körnchen, welche zweifelsohne an die stark färbbaren Körper des Centralkörpers BÜTSCHLIS und an die Chromidien R. HERTWIGS erinnern, zum größten Teil auf Nucleinkörper zu beziehen sind (vgl. Textfig. 100 f, g).

Protozoen, z. B. den Infusorien, denen der Chromidialapparat fehlt. Es wäre sehr gut denkbar, daß Qualitäten, welche sonst dem Protoplasma zukommen, im Chromidialapparat enthalten sind. Solche Erwägungen werden wachgerufen, wenn man berücksichtigt, welchen bedeutenden Anteil an der Masse der Zelle Kern und Chromidialapparat bei Heliozoen und Monothalamien haben und welche geringe Quantität für das Protoplasma übrig bleibt. Dazu kommt ein merkwürdiges Färbungsverhalten des letzteren. Während das Protoplasma der Infusorien in seiner Färbbarkeit mit dem Protoplasma der tierischen Zelle übereinstimmt, indem es Farbstoffe, wenn auch mit geringerer Intensität als der Kern, so doch immer noch ziemlich beträchtlich festhielt, ist es ganz auffallend, mit welcher Schnelligkeit das Protoplasma einer Monothalamie, die Rindenschicht einer einkernigen Heliozoe und die die Chromidien enthaltende Plasmamasse eines *Actinosphaerium* die Farbe abgeben und wasserklar werden. Beide Beobachtungen zusammengenommen machen es wahrscheinlich, daß Substanzen von intensiverem Färbungsvermögen, welche sonst im Protoplasma enthalten sind, von ihm abgespalten und dem Chromidialnetz einverleibt sind.«

Während ich diesen lehrreichen Ausführungen vollkommen zustimme, kann ich mich dagegen nicht zu der von HERTWIG vertretenen Meinung bekennen, daß das Chromatin des Zellleibes identisch demjenigen des Zellkerns und das Chromatin des letzteren aus dem Zellleib stammt. HERTWIG schreibt bezugnehmend auf seine Untersuchungen an mit Strychnin behandelten Seeigelleiern: »Und so kann wohl kein Zweifel darüber bestehen, daß das Chromatin aus dem Protoplasma stammt, und nur darüber könnte man verschiedener Meinung sein, ob das Chromatin als solches vom Protoplasma geliefert wird, oder ob der Kern es aus anderweitigen Materialien erzeugt, welche ihm vom Protoplasma zugeführt werden. Da spricht denn die Gesamtheit der oben mitgetheilten Erfahrungen sehr zugunsten der Ansicht, daß das Chromatin im Zellleib entsteht und an den Kern nur abgeführt wird.«

Nach meinen ausführlichen im I. Teil dieser Zelluntersuchungen niedergelegten Untersuchungen über den Zellkern sind die für denselben charakteristischen Nucleochondren (Nucleinkörper) wesentlich verschieden von den im Protoplasma des Zellleibes auftretenden Cytochondren, vor allem den letzteren gegenüber durch Phosphorgehalt ausgezeichnet.

Meine Auffassung, daß die Nucleochondren das Primäre, die

Cytochondren dagegen in den Zelleib übergetretene Derivate der Nucleochondren darstellen und die Chromidien R. HERTWIGS nur die Übergangsformen zwischen beiden Chondrenarten sind, deckt sich dagegen vollständig mit der Idioblastentheorie O. HERTWIGS, sie bildet bis zu einem gewissen Grade den morphologischen Ausdruck der HERTWIGSchen Theorie. O. HERTWIG faßt am Ende seines Lehrbuches (Zelle und Gewebe I. Teil) seine diesbezüglichen Anschauungen folgendermaßen zusammen: »Die Überlieferung eines Charakters und seine Entwicklung sind, wie DE VRIES mit Recht hervorhebt, verschiedene Vermögen. Die Überlieferung ist die Funktion des Kernes, die Entwicklung ist Aufgabe des Protoplasmas. Im Kerne sind alle Arten von Idioblasten des betreffenden Individuums vertreten; — daher ist er das Vererbungsorgan kat-exochen; — das übrige Protoplasma enthält in jeder Zelle im wesentlichen nur die Idioblasten, welche in ihr zur Tätigkeit gelangen sollen und in einer entsprechenden Weise außerordentlich vermehrt sein können. Wir haben daher zwei Arten der Vermehrung der Idioblasten zu unterscheiden, eine auf die Gesamtheit sich erstreckende, die zur Kernteilung und zur gleichmäßigen Verteilung auf die beiden Tochterzellen führt, und eine gewissermaßen funktionelle Vermehrung, welche nur die in Aktion tretenden Idioblasten betrifft, auch mit stofflichen Veränderungen derselben verbunden sein wird und sich besonders außerhalb des Kernes im Protoplasma abspielt. Auf diesem Wege werden wir auch dazu geführt, eine Zusammensetzung des Protoplasmas aus kleineren Elementareinheiten anzunehmen, wie sie in der letzten Zeit mehrere Forscher, von andern Voraussetzungen ausgehend, gelehrt haben, ALTMANN in seiner Theorie der Bioblasten und WIESNER in seinem kürzlich erschienenen Buch: »Die Elementarstruktur und das Wachstum der lebenden Substanzen«. Wie der Kern, ist auch das Protoplasma aus zahlreichen, kleinen, durch ihre chemische Zusammensetzung unterschiedenen Stoffteilchen aufgebaut, welche das Vermögen besitzen, Stoff zu assimilieren, zu wachsen und sich durch Selbstteilung zu vermehren. (Omne granulum e granulo, wie sich ALTMANN ausdrückt.) Stoff zum Wachstum ist ihnen in der Flüssigkeit geboten, von welcher Kern und Protoplasma reichlich durchtränkt sind und in welcher sich plastische Stoffe der verschiedensten Art (Eiweißstoffe, Fette, Kohlehydrate, Salze) gelöst vorfinden. Zum Unterschied von den Idioblasten des Kernes wollen wir die Elementareinheiten des Protoplasma als Plasome bezeichnen, einen Namen, den WIESNER für sie vorgeschlagen hat. Wie von den Idioblasten des

Kerns die Plasome (gleichsam aktiv gewordene Idioblasten) nach der Theorie der »intracellularen Pangenesis« abstammen würden, so könnten die Plasome wieder den Ausgangspunkt für die organischen Plasmaproducte bilden, indem sie je nach ihrer spezifischen Natur diese oder jene andern Stoffe an sich binden; es könnten z. B. gewisse Arten von Plasomen durch Verbindung mit Kohlehydraten die Cellulosehaut oder durch Verbindung mit Stärke die Amylumkörner erzeugen; sie könnten demnach als Zellhautbilder bezeichnet werden. So lassen sich die verschiedensten Vorgänge im Zellenleben von einem einheitlichen Gesichtspunkt aus als Lebensprozesse kleinster, organisierter, sich selbständig vermehrender, verschiedenartiger Stoffteilchen erfassen, die im Kern, im Protoplasma und im organisierten Plasmaproduct in verschiedenen Phasen ihrer Lebenstätigkeit vortreten sind. WIESNER hat seine hiermit übereinstimmende Auffassung in den Sätzen zusammengefaßt: »Es ist eine durch den Entwicklungsgang der neuen Forschung uns förmlich aufgenötigte Annahme, daß das Protoplasma noch andre teilungsfähige, organisierte Individualitäten birgt, ja daß es ganz und gar aus solchen lebenden Teilungskörpern bestehe«. Durch ihre Teilung, »wird das Wachstum vermittelt« und, »an sie sind alle Vorgänge des Lebens innerhalb des Organismus geknüpft«. Sie sind also als die wahren Elementarorgane des Lebens zu betrachten.«

In gleichem Sinne hat sich auch WHITMAN¹ schon ausgesprochen: »So spiele sich beim Ei die Zellteilung vom Anfang bis zum Ende ab, ohne in irgend einem wesentlichen Punkte, möge sie in regelmäßiger oder in unregelmäßiger Weise verlaufen sein, die Form der Keimscheibe zu modifizieren. Das Geheimnis der Organisation, des Wachstums, der Entwicklung beruhe nicht in der Zellbildung, sondern in noch elementareren Elementen der lebenden Substanz (Idiosoms). In ihnen habe jedes Wachstum (Assimilation, Reproduktion und Regeneration) seinen Sitz. Sie setzen jede lebende Substanz zusammen, seien die Träger der Erbllichkeit und die wahren Bildner der Organismen. Ihre Aktion sei nicht durch Zellgrenzen beschränkt.« (Vgl. oben S. 135 den DE BARYschen Satz.)

Anknüpfend an diese Theorie O. HERTWIGS möchte ich mir noch ein paar Bemerkungen über den Funktionswechsel (vgl. S. 125), den manche Zellen zeigen, erlauben. Bei der Osteogenese dringen indifferenten Bindegewebszellen als osteogenes Gewebe in den verkalkten Knorpel

¹ Zitiert nach O. HERTWIG, Zelle und Gewebe. II. S. 88.

ein, vernichten diesen, werden dann zu Knorpelmarkzellen und schließlich teils zu Knochenmarkzellen teils zu Osteoblasten, welche das Knochengewebe erzeugen. Genau dieselben Vorgänge spielen sich bei der Regeneration resp. Neubildung vieler Ganglienzellen ab. Hier vertritt die Stelle der osteogenen Substanz die Neuroglia, welche genau wie die osteogene Substanz beim Knochen zuerst den Ganglienzellleib zerstört und dann von neuem aus sich aufbaut (vgl. Ausführlicheres oben und die Textfig. 94, S. 122). Nach der von mir vertretenen Chondrentheorie kann man den Funktionswechsel, den beide Zellarten zeigen, dahin spezialisieren, daß ein Wechsel der in Tätigkeit tretenden Chondren erfolgt.

5. Bau der Chondren.

Ich vertrete also mit ALTMANN den Standpunkt, daß die Chondren die Elementarorganismen des Tier- und Pflanzenkörpers darstellen. Diese Elementarorganismen sind aber offenbar selbst schon wieder kompliziert gebaut, wie sich bei den größeren derselben verfolgen läßt, so besonders bei den Nucleolen, welche in vielen Fällen nur vergrößerte Nucleinkörper darstellen (vgl. den I. Teil dieser Zelluntersuchungen) und bei den Chlorophyllkörnern, die ebenfalls zu den Chondren gehören und auch von ALTMANN als Granula aufgefaßt werden.

Die Nucleolen bestehen aus einer schwer färbbaren Grundsubstanz und einer zweiten dieser eingelagerten stark chromatischen Substanz. Auch R. HERTWIG unterscheidet in den Nucleolen eine Grundsubstanz, welche das Chromatin beherbergt. Während R. HERTWIG aber glaubt, daß die Grundsubstanz der Nucleolen eine für die Nucleolen charakteristische, von ihm Nucleolarsubstanz genannte, Masse darstellt, habe ich im I. Teil dieser Zelluntersuchungen die Ansicht vertreten, daß die Grundsubstanz der Nucleolen identisch der achromatischen Substanz ist¹.

In gleicher Weise lassen auch die Chlorophyllkörner ein Grundsubstrat unterscheiden, welches von dem grünen Farbstoff, dem Chlorophyll, durchtränkt wird.

Stellen wir uns auf den phylogenetischen Standpunkt ALTMANNs,

¹ R. HERTWIG vertritt die Auffassung, daß achromatische Substanz und Centrosoma ein und dasselbe Ding seien. Dem kann ich nicht ganz beistimmen. Zweifelsohne enthalten die Centrochondren (Centrosomen) wie alle Chondren auch achromatische Substanz. Dieser ist aber auch hier noch eine zweite stärker chromatische Substanz eingebettet.

so müssen wir annehmen, daß die Nucleochondren Autoblasten sind, die im Zellkern der höheren Tiere zu einer höheren Einheit zusammengetreten sind. Ist die Grundsubstanz der Nucleochondren aber achromatische Substanz, wie ich bestimmt glaube, so ließe sich die die Nucleochondren verbindende achromatische Substanz des Zellkerns vielleicht genetisch erklären. Ich habe oben schon der Tatsache gedacht, daß die Kerne oft amöboide Fortsätze entsenden und auf weite Strecken wandern. Diese Bewegungsfähigkeit der Kerne ist zweifelsohne an die achromatische Substanz gebunden (vgl. den I. Teil dieser Zelluntersuchungen). Gleich den ganzen Kernen kommt auch den einzelnen Chondren amöboide Beweglichkeit zu und zwar sowohl den Nucleochondren als Cytochondren. Bekannt ist, daß die Nucleolen, welche nur eine besondere Form der Nucleochondren darstellen, wandern können. Ich habe dies deutlich bei den großen Ganglienzellen von *Doris* verfolgen können (vgl. oben S. 47 ff. und die Textfig. 25, S. 48). Dasselbe gilt von den Nucleochondren allgemein. Besonders deutlich treten die selbständigen Wanderungen der Nueleinkörper bei den niederen Tieren, den Foraminiferen, Radiolarien, Coccidien zutage, wie wir oben (vgl. S. 130/131) schon gesehen haben. Ein gleiches kehrt aber auch bei den Metazoen wieder. So beschreibt u. a. GIGLIO-TOS¹ Körnchen, welche aus dem Kern in den Zelleib der Blutkörperchen übertreten und von ihm Plastiden genannt werden. Offenbar stellen diese Plastiden, deren wichtigste Funktion die Bildung des Hämoglobins ist, nur Nucleochondren vor. Ebenso müssen wir auch für die Cytochondren freie Bewegungsfähigkeit annehmen. Schon CRATO² schreibt seinen Physoden, die meinen Cytochondren entsprechen, selbständiges Bewegungsvermögen zu. Sehr bemerkenswert diesbezüglich ist die Angabe R. HERTWIGS, daß seine Chromidien, die aus dem Kern in den Zelleib übergetretene Nucleochondren darstellen, oft wie kleine Amöben aussehen (vgl. oben S. 131). Desgleichen betont SCHAUDINN, daß die bei *Polystomella* in den Zelleib wandernden Chromatinkörper in der Gestalt häufig wechseln und amöboide Stränge bilden. Ebenso ist bekannt, daß die Chlorophyllkörner, welche, wie wir wissen, ebenfalls nur eine bestimmte Art von Chondren sind, aktiv ihre Form verändern können. Ich zweifle

¹ GIGLIO-TOS, Sulle cellule del sangue della *Lampreda*. Mem. R. Accad. Sc. Torino. S. II. T. XLVI. 1895/96.

² CRATO, Beiträge zur Anat. u. Physiol. des Elementarorganismus. COHNS Beiträge zur Biologie der Pflanzen. 1896. Vgl. Ausführl. über CRATOS Theorie im I. Teil dieser Zelluntersuchungen.

nicht, daß alle diese Bewegungserscheinungen der Chondren durch die achromatische (Plastin)¹ Grundsubstanz hervorgerufen werden. Ist dies aber der Fall, so könnte man sich sehr gut das achromatische Gerüst des Zentralkörpers (BÜTSCHLI) der Bakterien durch amöboide, von der Grundsubstanz der Chondren gebildete Fortsätze, die sich netzartig vereinigen, entstanden denken.

6. Genese der Zelle.

Auf Grund der im Vorstehenden besprochenen Befunde und Theorien könnte man sich folgende Genese der Zelle zurechtlegen. Autoblasten im Sinne ALTMANNs, welche bereits aus amöboid beweglicher achromatischer Grundsubstanz und aus einer zweiten stärker chromatischen Substanz bestehen, legen sich als Nucleinkörper oder Nucleochondren zu einer höheren Einheit im Sinne des Zentralkörpers BÜTSCHLI zusammen und erzeugen durch amöboide Fortsätze ihrer Grundsubstanz ein achromatisches Netzwerk. Dieser Zentralkörper sondert sich entweder durch Konzentrierung der Nucleinkörper auf einen zentralen Punkt in einen Zellkern und in eine periphere von Nucleinkörpern freie, nur aus achromatischer Substanz bestehende periphere Zone entsprechend dem Zelleibe — oder der Zentralkörper bleibt als Zellkern erhalten und der Zelleib entsteht durch Überfließen der (amöboiden) achromatischen Substanz über den Rand des Zentralkörpers. In den anfangs nur aus achromatischer Substanz zusammengesetzten Zelleib wandern sekundär Nucleochondren ein, d. s. die Chromidien HERTWIGs; die Chromidien ordnen sich zu einem den Zelleib allenthalben durchziehenden Netzwerk im Sinne des Chromidialnetzes HERTWIGs an und differenzieren sich allmählich zu den Cytochondren, welche eine andre Funktion und Färbbarkeit als die Nucleochondren annehmen und in ihrer engen Verbindung mit der achromatischen Substanz das bilden, was wir bei den Infusorien und Metazoen als Protoplasma des Zelleibes bezeichnen. Bei stärkerem Wachstum des Zelleibes kann gleichzeitig eine Teilung des ursprünglich einheitlichen Kerns eintreten, es entsteht ein mehrkerniges Syncytium², welches einerseits, je höher wir aufwärts in der Tierreihe

¹ Vgl. den I. Teil dieser Zelluntersuchungen.

² Entsprechend dem oben vertretenen Satze, daß der Metazoenkörper Zellen bildet, aber nicht von Zellen gebildet wird, nehme ich mit SEDGWICK (Quart. Journ. 1886, 1895) und YVES DELAGE (Rev. scientif. 1896) an, daß die Urform der Metazoen ein mehrkerniges Syncytium im Sinne von *Actinosphaerium*

steigen, desto kompliziertere Protoplasmaprodukte (von den Cytochondren aus im Sinne O. HERTWIGS) erzeugt, anderseits aus gewissen physiologischen Gründen durch Membranen, deren Entstehung von bestimmten Cytochondren, d. h. den Zellhautbildnern ausgeht, in kleine Territorien im Sinne der Zellen zergliedert werden kann¹. In gewissen Fällen können sich auch kernhaltige Stücke der Syncytien, teils ohne Membran (Blutkörperchen), teils mit Membran (Eier), ganz abschnüren, als vollständig selbständige Einheiten wie die Protozoen weiter existieren und dabei wieder mehrkernig werden (Riesenzellen des Knochenmarks)².

Schlußbemerkung.

Ich bin noch mit mehreren Untersuchungen beschäftigt, die mir über verschiedene Punkte, welche für die Beurteilung des Wesens der Zelle von wesentlicher Bedeutung sind, Aufklärung geben sollen. Nach Abschluß derselben werde ich meine Auffassung von dem histologischen Wert der Zelle in einer größeren Abhandlung niederlegen und hierbei erst die einschlägige Literatur, die ich diesmal nur gelegentlich berücksichtigt habe, ausführlich zusammenstellen und besprechen.

Breslau, im August 1904.

darstellt und nicht durch Verschmelzung einer Anzahl vorher selbständiger Einheiten (Zellen) entsteht.

¹ Beachtenswert ist die Tatsache, daß bei Thallophyten in den vielkernigen Zellen die Zellteilung oft vollständig unabhängig von der Kernteilung erfolgt.

² SCHLATER, welcher sehr warm für die Granulalehre ALTMANNs eintritt, schreibt (Der gegenwärtige Stand der Zellenlehre, Biol. Centralbl., 1899, Bd. XIX): »Vielleicht wird es sich noch herausstellen, daß auch die Sexualelemente, die Eier und Spermatozoen, aus denen sich der ganze zusammengesetzte vielzellige Organismus entwickelt, ihrerseits in den Sexualorganen ontogenetisch aus einem Körnchen, aus einem Bioblasten, entstanden sind. Überall Zellen suchend und nur Zellen anerkennend, schenken wir fast gar keine Aufmerksamkeit jener Masse von Körnern, welche öfters in verschiedenen Geweben außerhalb der Zellgrenzen zerstreut sind, und sehen für gewöhnlich derartige Bildungen für tote Detritismassen, für Zerfallsprodukte pathologischen Charakters an, oder aber sprechen von denselben überhaupt nicht, wie es in der normalen Biologie geschieht.« In dem letzten Satze liegt viel Wahres.

Erklärung der Abbildungen.

Buchstabenerklärung.

| | |
|---|---|
| <i>bly</i> Blutgefäß; | <i>inglk</i> intracelluläre Neurogliakerne; |
| <i>ets</i> Punktsubstanz (Zentralsubstanz) der Ganglien; | <i>k</i> Kerne der Ganglienzellen; |
| <i>f</i> Fortsatz der Ganglienzelle; | <i>mk, mzk</i> Kern und Zelleib der zerfallenden Ganglienzellen (Mutterzellen); |
| <i>f.gr</i> feinfibrilläre Grundsubstanz der Ganglienzelle; | <i>ngl</i> Neuroglia; |
| <i>g*</i> Ganglienzelle; | <i>nglk</i> Neurogliakern; |
| <i>ingl</i> intracelluläre d. h. innerhalb der Ganglienzelle befindliche Neuroglia; | <i>nz</i> Neurogliazelle; |
| <i>inglb</i> intracelluläre Neuroglialäumenchen; | <i>spp</i> grobes Spongionplasma der Ganglienzellen; |
| <i>inglf.</i> intracelluläre Neurogliafasern; | <i>tk</i> Tochterkern; |
| | <i>tz</i> Tochterzelle. |

Tafel I.

Syncytiale Vereinigung von Ganglienzelle und Neuroglia.

- Fig. 1. *Helix*. Ganglienzelle. Schnitt. Sublimat.
 Fig. 2, 3, 4. *Aplysia*. Ganglienzelle. Schnitt. Sublimat. Fig. 3 und 4 aus Randpartien.
 Fig. 5. *Doris*. Ganglienzelle. Schnitt. Randpartie. Sublimat.
 Fig. 6. *Helix*. Ganglienzelle. Schnitt. Osmiums. Pikrokarm.
 Fig. 7—12. Junger Hund. Spinalganglienzelle. Schnitt. Sublimat.
 Fig. 13. Pferd. Sympathikuszelle.
 Fig. 14. Junge Katze. Spinalganglienzelle.
 Fig. 15—17. *Pleurobranchaea*. Ganglienzellen von Neurogliazellen eingehüllt.
 Fig. 18. *Torpedo*. Ganglienzelle.

Tafel II.

Untergang und Neubildung von Ganglienzellen.

- Fig. 1—5. *Pleurobranchus*. Ganglion. Schnitt. Sublimat.
 Fig. 1. Untergehende Ganglienzelle.
 Fig. 2, 3. Teile des Ganglions.
 Fig. 4. A—E. Kerne sich entwickelnder Ganglienzellen.
 Fig. 5. Randpartie des Ganglions.
 Fig. 6, 7. *Limax*. Ganglion. Schnitt. Sublimat.
 Fig. 7. Teil eines Ganglions.
 Fig. 8, 9. *Pleurobranchus*. Ganglion. Schnitt. Sublimat.
 Fig. 8. Randpartie eines Ganglions.
 Fig. 9. Teil eines Ganglions.

Tafel III.

Selbständigkeit des Kerns.

- Fig. 1—12. Junger Hund. Spinalganglion. Schnitt. Fig. 1—8, 11, 12. HEIDENHAINsche Eisenhämatoxylinbeizmethode. Fig. 9, 10. Jodgrünfuchsin. Sublimat. Fig. 5, 6 u. 11 nur teilweise ausgeführt.

- Fig. 1—9. Chromophile Ganglienzellen.
 Fig. 7. Kleines Stück einer solchen.
 Fig. 10—12. Normale Ganglienzellen.
 Fig. 13—18. Froschlarve. Spinalganglienzellen. Schnitt. HEIDENHAIN'S
 Eisenhämatoxylin. Sublimat.
 Fig. 19—30. Junge Katze. Spinalganglienzellen. Schnitt. Sublimat.
 Fig. 19—24. HEIDENHAIN'S Eisenhämatoxylin.
 Fig. 25—30. Jodgrünfuchsin.
 Fig. 31. *Ascaris*. Oesophagus quer. Sublimat. Karmin.
 Fig. 32. *Saturnia Pernyi*. Raupe. Spinndrüse. Schnitt. Sublimat. Jod-
 grünfuchsin.

Tafel IV—VII.

- Photogr. 1. *Helix*. Ganglienzelle. Sublimat. Schnitt. Vgl. Taf. I, Fig. 1.
 Photogr. 2. *Aplysia*. Ganglienzelle. Sublimat. Schnitt. Vgl. Taf. I, Fig. 2.
 Photogr. 3—5. *Helix*. Ganglienzelle. Sublimat. Schnitt. Vgl. Textfig. 4
 auf S. 30.
 Photogr. 6. *Aplysia*. Ganglienzelle. Randpartie. Sublimat. Schnitt. Vgl.
 Fig. 3 auf Taf. I.
 Photogr. 7—9. *Doris*. Ganglienzelle. Sublimat. Schnitt. Zu Fig. 7 vgl.
 Fig. 5 auf Taf. I; zu Fig. 8 und 9 vgl. Textfig. 5 auf S. 32.
 Photogr. 10. *Palinurus*. Ganglienzelle. Schnitt. Sublimat.
 Photogr. 11. *Doris*. Ganglienzelle. Schnitt. Sublimat. Vgl. Textfig. 6
 auf S. 34.
 Photogr. 12—14. *Pleurobranchus*. Ganglienzelle. Schnitt. Sublimat. Pho-
 togr. 12 schwach, Photogr. 13, 14 stärker vergr. Vgl. Textfig. 7 auf S. 35.
 Photogr. 15—18. *Lophius*. Ganglienzellen. Schnitt. Sublimat. Photogr. 18
 schwach, Photogr. 15—17 stärker vergr. Vgl. Textfig. 8 auf S. 36.
 Photogr. 19. *Palinurus*. Ganglienzelle. Schnitt. Sublimat. Vgl. Textfig. 9
 auf S. 37.
 Photogr. 20. *Pleurobranchus*. Ganglienzelle. Schnitt. Sublimat.
 Photogr. 21, 22. *Pleurobranchus*. Ganglion. Schnitt. Sublimat. Zu f von
 Photogr. 21 vgl. Textfig. 10 auf S. 38.
 Photogr. 23. *Pleurobranchus*. Ganglion. Schnitt. Sublimat. Zu t und g vgl.
 vgl. Textfig. 26 auf S. 50.
 Photogr. 24. *Pleurobranchus*. Ganglion. Schnitt. Sublimat.
 Photogr. 25, 26. *Pleurobranchus*. Ganglion. Schnitt. Sublimat. Zerfall
 einer Riesenganglienzelle und Entstehung von Tochterzellen. Vgl. Fig. 1—4 auf
 Taf. II und Textfig. 27 auf S. 51.
 Photogr. 27, 28. *Limax*. Ganglion. Schnitt. Sublimat. Vgl. zu Photogr. 27
 Fig. 6 auf Taf. II und zu Photogr. 28 Fig. 7 auf Taf. II.
 Photogr. 29—31. *Pleurobranchus*. Ganglion. Randpartie. Schnitt. Subli-
 mat. Vgl. Fig. 8 auf Taf. II.
 Photogr. 32. *Helix*. Ganglion. Schnitt. Sublimat. Zerfall von Ganglien-
 zellen und Abschnürung von nucleolenartigen Kernstücken vgl. Textfig. 29
 auf S. 63.
 Photogr. 33, 34. *Pleurobranchus*. Ganglion. Schnitt. Sublimat. Vgl.
 Fig. 9 auf Taf. II.

Zur Frage über den Bau der Schwimmblase.

Von

D. Deineka.

(Aus dem anatomisch-histologischen Laboratorium der Universität St. Petersburg,
Vorstand Prof. Dr. A. S. DOGIEL.)

Mit Tafel VIII, IX und 6 Figuren im Text.

Kein Organ der Fische weist in seinem anatomischen und histologischen Bau eine derartige Mannigfaltigkeit auf wie die Schwimmblase. Nicht nur die Vertreter der einzelnen Ordnungen, sondern auch der einzelnen Familien unterscheiden sich hinsichtlich einiger Eigentümlichkeiten im Bau dieses Organs. Einige Familien und Species wie *Amphioxus*, sämtliche Cyclostomata und die meisten Selachier besitzen sogar keine Schwimmblase, welche somit ein, in hohem Grade unbeständiges, sich als eine augenscheinliche Übergangsform darstellendes, Organ ist. In Anbetracht der Mannigfaltigkeit im Bau der Schwimmblase können vergleichend-histologische Untersuchungen derselben von einem Forscher nur unter beträchtlichen Schwierigkeiten und großem Zeitaufwand ausgeführt werden; endgültige Schlüsse jedoch auf Grund von Beobachtungen an einzelnen Vertretern einiger Familien aufzustellen, ist mehr denn gewagt. Ungeachtet dessen muß dennoch der letztere Weg eingeschlagen werden, wobei Schlüsse nur mit Vorsicht gemacht werden können, auf Verallgemeinerungen jedoch vollkommen verzichtet werden muß. Viele Forscher beschränken sich daher nur mit einer Beschreibung des Baues der Schwimmblase bei den untersuchten Formen. Es sind jedoch auch verallgemeinernde Arbeiten vorhanden, welche nicht nur den Bau der Schwimmblase, sondern auch die Physiologie des Organs berücksichtigen. Das Ziel der vorliegenden Arbeit, die auf den Rat und unter den Anweisungen meines hochverehrten Lehrers Herrn Prof. Dr. A. S. DOGIEL unternommen und ausgeführt ist, bestand nun darin, die von mir eruierten Befunde über den Bau der Schwimmblase bei

den von mir untersuchten Formen mit den Literaturangaben in Einklang zu bringen.

Die hydrostatische Bedeutung der Schwimmblase.

Zunächst wären die Beobachtungen über die hydrostatische Bedeutung der Schwimmblase zu berücksichtigen. Eine derartige Bedeutung des Organs muß in theoretischer Hinsicht als durchaus annehmbar erscheinen. Experimentelle Versuche sind in dieser Richtung von LIEBREICH, MOREAU, REGNAR, CHARBONNEL-SALLE, CORBLIN u. a. ausgeführt worden, dieselben beweisen, daß bei vielen Fischen der Schwimmblase in der Tat die Bedeutung eines sensiblen hydrostatischen Apparates zukommt. Für den Fischkörper ist die horizontale Lage die Gleichgewichtslage. Wird vermittels des Troikart die Schwimmblase angestochen und aus derselben ein Teil oder das ganze Gas entfernt, so ändert der Fisch sofort seine Lage im Wasser und kehrt sich gewöhnlich mit dem Bauch nach oben, oder fällt mit dem Kopf voran zu Boden. Ich stellte derartige Versuche an vielen Physostomi und Physoclysti an und erhielt stets das gleiche Resultat: der Fisch verlor das Gleichgewicht seines Körpers. Dasselbe Ergebnis wird erreicht, wenn man das Gas der Schwimmblase durch Wasser ersetzt. Letztere Versuche sind jedoch an und für sich nicht so beweiskräftig, da auch bei der Anfüllung einer beliebigen Körperhöhle des Fisches mit Wasser das Tier aus seiner Gleichgewichtslage gebracht wird. Die Versuche müssen daher feststellen ob nur die zufällige Lage des mit Gas angefüllten Organs den Fisch im Gleichgewicht erhält, oder der Schwimmblase eine aktive Bedeutung für die Aufrechterhaltung der Gleichgewichtslage zukommt, d. h. mit andern Worten: ob sich die Gasmenge im Bedarfsfall vermindern und vermehren kann. MOREAU stellte folgende Versuche an: 1) er verminderte den Druck im Gefäß, in welchem sich der Fisch befand; 2) er entfernte einen Teil des Gases aus der Schwimmblase, worauf der Fisch unter den gewöhnlichen Bedingungen leben gelassen wurde; 3) er zwang Fische, die in flachem Wasser leben, längere Zeit in beträchtlichen Tiefen sich aufzuhalten, indem er sie in besonderen Behältern versenkte, und sie alsdann wieder in die früheren Bedingungen brachte; 4) er durchschnitt die sympathischen Nervenzweige, welche die Arterien der Schwimmblase innervieren. In allen Fällen wurde ein Teil des Gases aus der Schwimmblase auf irgend eine Weise entfernt, wodurch natürlich das Gleichgewicht des Fischkörpers gestört wurde. Nach einiger Zeit erholte sich jedoch

der Fisch von der Operation, wobei sein Körper allmählich wieder die frühere Gleichgewichtslage annahm, da die Gasmenge in der Schwimmblase allmählich zunahm, mit Ausnahme des letzten Falles, wann die regelmäßige Funktion der Blase infolge der Durchschneidung der Nerven gestört war: der Fisch verlor hierbei für immer die Fähigkeit das Gleichgewicht seines Körpers wiederherzustellen. Alle diese Versuche beweisen somit die aktive Bedeutung der Schwimmblase als hydrostatischer Apparat. Die Zunahme der Gasmenge in der Schwimmblase erfolgt jedoch viel zu langsam, als daß die letztere dem Tiere bei schnellen Lageveränderungen nützlich sein könnte. Zu diesem Zweck dienen die Flossen und der Schwanz, wobei in den meisten Fällen die genaue Einstellung der Gleichgewichtslage durch diese bedingt wird. Werden bei *Cyprinus carpio* (REGNAR) die Flossen weggeschnitten so senkt sich der Fisch ungeachtet einer unversehrten Schwimmblase mit dem Kopf nach unten zu Boden. Bei andern Fischen äußert sich das gestörte Gleichgewicht in einem Aufschwimmen, wobei der Bauch nach oben gekehrt wird. Die Lage der Schwimmblase hinsichtlich des Schwerpunktes des Körpers ist somit eine verschiedene: bei einigen Fischen liegt der Schwerpunkt oberhalb der Schwimmblase, in andern Fällen unterhalb derselben oder auch vor und hinter ihr. Diese Inkongruenz der Lagerung des Schwerpunktes und der Schwimmblase ist jedoch so unbedeutend, daß das Gleichgewicht des Körpers durch leichte Bewegungen der Flossen aufrecht erhalten werden kann. Die geringste Lageveränderung des Schwerpunktes stört jedoch das Gleichgewicht der Fischkörper. REGNAR stellte folgende Versuche an: Dem Schwanz eines großen Fisches, z. B. *Cyprinus carpio* von 125 g Gewicht wurde ein kleines Gewicht von 2 g angehängt. Das Tier machte zunächst heftige Bewegungen und nahm dann eine vertikale Lage, wobei der Schwanz nach unten gerichtet war, an. Wurde das Gewicht am Kopf befestigt, so senkte sich der Fisch mit dem Kopf nach unten. Auf dem Rücken über der Schwimmblase hielt derselbe Fisch ein Gewicht von 20 g aus ohne das Gleichgewicht zu verlieren. REGNAR beobachtete vollkommen aus der Gleichgewichtslage gebrachte Fische, welche in vertikaler Lage schwammen; der Grund dieser Erscheinung erwies sich bei einer sorgfältigen Untersuchung in der Anwesenheit eines oder zweier kleiner Parasiten, die sich am Kopfe des Fisches angesaugt hatten.

Bei vielen Fischen, z. B. bei den meisten Cyprinoiden, ist die Schwimmblase horizontal in zwei Teile, welche durch eine verengte

Stelle miteinander kommunizieren, getrennt. Das gestörte Gleichgewicht wird bei diesen Fischen in gewissen Grenzen durch die Schwimmblase, dank dieser Einrichtung, reguliert. Ist der Schwerpunkt aus irgend einem Grunde zum Schwanz hin verschoben, so wird das in der Schwimmblase enthaltene Gas durch starke Muskelkontraktionen ihrer Wandung in die näher zum Schwanz gelegene Abteilung, im Falle einer Verlagerung des Schwerpunktes zum Kopfe in umgekehrter Richtung übergeführt. Die Versuche von MONNOYER zeigen, daß im Falle der Entfernung des Gases aus einer Abteilung der Schwimmblase das Gleichgewicht zunächst gegen die operierte Seite gestört, darauf jedoch allmählich wieder hergestellt wird, infolge des allmählichen Überganges von Gas aus dem unversehrten Teil der Blase in den andern. CORBLIN und einige andre Forscher bestreiten übrigens die aktive Bedeutung der Schwimmblase und lassen nur eine passive Rolle derselben bei Druckveränderungen zu.

MARUACCI spricht die Meinung aus, daß gleichwie die Lungen des Frosches und der Schildkröte eine doppelte Funktion, als Atmungs- und hydrostatisches Organ ausüben, auch die Schwimmblase eine gleiche doppelte Funktion verrichtet. Er stellte Versuche an Fröschen und Schildkröten an, indem er bei den ersteren die Lungen ausschnitt, bei den zweiten den Sphincter der Trachea lähmte und fand, daß die Tiere hierbei nicht mehr imstande waren den Körper im Gleichgewicht zu erhalten. Daß die Verletzung der Schwimmblase bei den Fischen eine Gleichgewichtsstörung hervorruft, kann nicht bestritten werden, weit entfernt ist jedoch davon die Analogie der Funktionen dieses Organs mit denen der Lunge der Frösche und Schildkröten.

Die Zusammensetzung des Gases in der Schwimmblase.

Auf Grund der Versuche von MOREAU und andern Forschern ist die Verminderung und Vermehrung der Gasmenge in der Schwimmblase bei veränderten Druckverhältnissen eine feststehende Tatsache, es fragt sich nun auf welche Weise diese Regulierung der Gasmenge erfolgt, woher das Gas für die Füllung der Schwimmblase nach einer künstlichen Entfernung desselben aus ihr stammt, und was es für ein Gas ist. Behufs Lösung dieser Frage ist es zunächst erforderlich die Zusammensetzung des Gases in der Schwimmblase bei gewöhnlichen Verhältnissen festzustellen. Der Analyse des Gases aus der Schwimmblase sind mehrere Arbeiten gewidmet, von denen die ausführlichste die von HÜFNER aus dem Jahre 1892 ist. Von älteren Arbeiten

wären die von MOREAU, TRAUBE-MENGARINI, von den neueren die interessante, jedoch sehr kleine Arbeit von RICHARD aus dem Jahre 1895 zu nennen. Die chemische Zusammensetzung des Gases der Schwimmblase ist nicht weniger mannigfaltig als der anatomische Bau derselben. Sämtliche genannten Autoren, die ihre Untersuchungen an verschiedenen Formen angestellt haben, erhielten vollkommen verschiedene Resultate. Sogar ein und derselbe Forscher erhielt für jede Form ein andres Resultat der Gasanalyse. Ja ein und derselbe Fisch weist unter verschiedenen Verhältnissen eine verschiedene Zusammensetzung des Gases auf. Bei einigen Fischen nähert sich das Gas in seiner Zusammensetzung derjenigen der atmosphärischen Luft, bei andern unterscheidet es sich von letzteren durch die große Menge Sauerstoff bis zu 85 % und mehr. Die einzelnen Forscher erklären dieses Verhalten verschieden. Die älteren Autoren BIOT, DELAROCHE, CONFIGLIACHI nahmen an, daß die Sauerstoffmenge mit der Tiefe, in welcher der Fisch sich aufhält, zunimmt (BIOT), oder je nach den Fischen und den Jahreszeiten wechselt. Die an Tiefseefischen angestellten Untersuchungen von RICHARD bestätigen augenscheinlich die alte Ansicht von BIOT. Bei *Serranus cabrilla* (einer *Percarina*) aus einer Tiefe von 60 m war der Sauerstoff in einer Menge von 80 % vorhanden, bei *Conger vulgaris* (Muraenidae) aus 175 m Tiefe 87,7 %, bei *Simenchelus parasiticus* aus einer Tiefe von 1667 m 78,7 %. Der Rest des Gases besteht aus Stickstoff und einer unbedeutenden, gewöhnlich 1 % nicht übersteigenden Menge Kohlensäure. Die Zusammensetzung des Gases variiert sowohl bei den Physostomi als auch den Physoclysti. So ist bei *Perca fluviatilis* und *Lota vulgaris* (beide Physoclysti) dieselbe vollkommen verschieden (HÜFNER):

| | O | N | CO ₂ |
|--------------------------|------|------|-----------------|
| <i>Perca fluviatilis</i> | 15,3 | 83,4 | 1,5 |
| <i>Lota vulgaris</i> | 64,8 | 29,9 | 5,3. |

Die Zusammensetzung des Gases der Schwimmblase schwankt somit bei normalen Verhältnissen in weiten Grenzen. Wird ein Fisch in ein Wasser, in welchem eine größere Menge Wasserstoff gelöst worden ist, übergeführt, so erscheint dieses Gas sehr bald in der Schwimmblase, ohne Unterschied ob der Fisch den Physostomi oder den Physoclysti angehört (TRAUBE-MENGARINI). Daraus folgt, daß die physischen Lebensbedingungen die Zusammensetzung des Gases in der Schwimmblase stark beeinflussen. Wird aus der Blase ein Teil oder sämtliches Gas künstlich entfernt, so wird seine Menge sehr

bald ersetzt, wobei das neu hinzugekommene Gas reinen Sauerstoff darstellt (MOREAU). Da die Schwimmblasenarterie (ein Ast der Art. coeliaca) reiche Verzweigungen sog. Wundernetze in der Blasenwand bildet, so ist die Annahme möglich, daß der Sauerstoff in die Blase unmittelbar aus dem Blute abgeschieden wird, welche Ansicht bereits vielfach in der Literatur ausgesprochen worden ist, besonders jedoch von VINCENT und BARNES vertreten wird; diese Forscher untersuchten die sog. Blutdrüsen der Schwimmblase vieler Fische; derselben Ansicht ist auch SAEGER. Sollte diese Annahme richtig sein, so geht in der Schwimmblase folglich ein der Atmung entgegengesetzter Prozeß vor sich.

Der Bau der Schwimmblase.

Das Studium des histologischen Baues der Schwimmblase kann auf folgende Punkte gerichtet werden: 1) Bau der Schwimmblasenwand, 2) Bau des Blutgefäßnetzes, 3) Bau der Blutdrüsen und 4) Innervation der Schwimmblase. In der Literatur sind über diese Fragen bis jetzt sehr wenige Arbeiten vorhanden, obgleich mit dem Bau der Schwimmblase sich bereits Forscher am Anfange des vorigen Jahrhunderts beschäftigten. J. MÜLLER, DELAROCHE, QUEKETT u. a. erwähnen mehrfach die »roten Körperchen« in der Schwimmblase und ihre unbegreifliche Bedeutung. Ausführlicher ist der Bau der Schwimmblase bei einigen Fischen von CORNING im Jahre 1887 beschrieben worden, es folgen darauf die Arbeiten von COGGI, RAFFAELE, VINCENT und BARNES, SCABRA, SAEGER und einiger andrer. Jedoch nur VINCENT und BARNES und SAEGER suchen den Bau der Blutdrüsen aufzuklären. CORNING berührt diese Frage fast gar nicht und beschränkt sich nur auf eine Beschreibung des Wundernetzes und des Baues der Wand. Die Drüsen erwähnt er übrigens als einen zelligen Raum und bezeichnet sie nirgends weder als schlauchförmig, noch als von einer andern den Eiweiß- und Schleimdrüsen eignen Struktur. VINCENT und BARNES weisen direkt auf einen schlauchförmigen Bau der Drüsen hin. Dieser Umstand ist möglicherweise darauf zurückzuführen, daß CORNING und VINCENT und BARNES an verschiedenen Objekten ihre Untersuchungen angestellt haben. CORNING untersuchte, *Percidae*, *Esox lucius*, *Lota vulgaris*, *Salmo fario* und *Anguilla*, VINCENT und BARNES *Gadus*, *Merlucius*, *Molva*, *Zeus*, *Trigla* und *Anguilla*. In beiden Fällen diente *Anguilla* als Untersuchungsobjekt, doch sind bei dieser gerade die Drüsen sehr unentwickelt. Nach den Untersuchungen von VINCENT und BARNES sind die Blutdrüsen nur bei

Physoclysti, bei den Physostomi jedoch ausschließlich die Wundernetze vorhanden, was jedoch nicht vollkommen richtig ist, da der zu den Physostomi gehörige *Esox lucius* recht gut entwickelte Drüsen hat. Die Drüsen sind nach diesen Autoren schlauchförmig; in ihren großen Lumina ist das ausgeschiedene Sekret sichtbar, welches kein Mucin enthält. Derartige Drüsen habe ich nur bei *Gasterosteus aculeatus* gefunden, bei andern Formen ist der Bau dieser Drüsen ein durchaus eigenartiger. Meine Untersuchungen beziehen sich hauptsächlich auf die Familie Percidae, *Esox lucius* und einige Cyprinoiden.

Die Wand der Schwimmblase besteht im allgemeinen aus einer Bindegewebs-, Muskel- und Schleimhautschicht, doch fehlt bei vielen Formen (von Percidae) die Muskelschicht. Das die Innenfläche auskleidende Epithel ist gewöhnlich ein flaches, einschichtiges, es wird jedoch auch Zylinderepithel (*Esox lucius*) und Flimmerepithel (Ganoidea) angetroffen.

Die Gefäße injizierte ich mit Berlinerblau und studierte die Wundernetze auf Flächenpräparaten und Schnitten. Die Gefäßanordnung in den Wundernetzen besteht nach meinen Untersuchungen in folgendem. Von der Art. coeliaca entspringt ein kleiner Ast, die Art. vesicae aereae ant., welche ungefähr in der Höhe des Magens an die Schwimmblase herantritt, das der Außenfläche derselben fest anheftende Bauchfell durchdringt, in der Wandung der Blase verläuft und ohne das flache die Innenfläche der Blase auskleidende Epithel zu erreichen, sich in mehrere Ästchen verzweigt. Letztere verlaufen in verschiedenen Richtungen und zerfallen in Ästchen zweiter und dritter Ordnung, welche in ihren weiteren Verzweigungen bereits ein eigenartiges Bild darstellen. Einige nahe beieinander gelegene Ästchen zerfallen statt sich allmählich in feinere Ästchen zu verzweigen, plötzlich in ein Bündel paralleler, dicht beieinander angeordneter Gefäße. Diese eigenartige Verzweigung erfolgt unmittelbar ohne irgendwelche Übergänge, so daß das Bündel paralleler Gefäße gleichsam eine breite Vase darstellt, deren dünnen Fuß einige, dem Bündel den Ursprung gebende Äste bilden. Ein jedes dieser großen, in der Ebene der Blasenwand gelegene Bündel zerfällt in einzelne recht große Bündel, welche in wellenförmigen Windungen gegen die Innenfläche der Blase verlaufen und alsdann wiederum plötzlich, ohne Übergänge, in die einzelnen sie zusammensetzenden Gefäße zerfallen, welche in allen Richtungen auseinander ziehen, sich verästeln und allmählich verfeinern. Mehrere der erwähnten vasenförmigen Gefäßbündel verlaufen zusammen und bilden einzelne Gefäßverzweigungen,

über welchen auf der Innenfläche der Blase im Halbkreis eine ziemlich dicke Schicht von Epithelzellen angeordnet ist. Alles zusammen, d. h. einige vasenförmige Gefäßbündel mit der darüber gelegenen Epithelzellenschicht, bildet einen Bezirk oder ein Läppchen, welches makroskopisch als rotes Körperchen erscheint. Je nach dem Objekt ist die Zahl dieser Läppchen verschieden, weniger als drei habe ich jedoch nicht angetroffen. In jedem Läppchen treten die Gefäßbündel an die erwähnte Zellschicht heran und zerfallen unter derselben in einzelne Gefäße, die ihrerseits nach verschiedenen Richtungen verlaufen, in die Zellschicht eindringen, sich in derselben verästeln und nach Zerfall in ein Netz von feinen Capillaren einzelne Zellgruppen umflechten. Nachdem die Capillaren die oberste Zellschicht erreicht haben, winden sie sich schleifenförmig und sammeln sich allmählich in größeren Venen, welche zu den Gefäßbündeln zurückkehren und an den Arterien verlaufen. An der Eintrittsstelle der letzteren tritt aus der Schwimmblase eine Vene heraus und vereinigt sich mit der Magenvene. Ein Teil des Bündels der parallelen Gefäße und das von denselben in der Zellschicht gebildete Netz sind auf Fig. 1 abgebildet.

An injizierten Flächenpräparaten ist das Capillarnetz besonders deutlich am peripheren Rande des Läppchens, wo die Zellschicht dünner als in dem zentralen Teil ist, sichtbar. Hier ist es zu erkennen, daß die Gefäße, nachdem sie die Peripherie des Läppchens erreicht haben, schleifenförmig umbiegen und wieder in das Läppchen zurückkehren. Einige der Gefäße treten sogar aus dem Bereich des Läppchens heraus kehren jedoch nach kurzem Verlauf unter dem einschichtigen flachen Epithel und Bildung einer Schlinge wieder in das Läppchen zurück. Häufig berühren sich zwei benachbarte Läppchen mit ihren Rändern, wobei die Gefäße des einen in das andre übertreten und, indem sie ein zusammenhängendes Netz bilden, Gruppen von Zellen umflechten. Die Capillarwand besteht aus flachen Epithelzellen.

Wie bereits erwähnt, ist die Zellschicht halbkreisförmig über den einzelnen Gefäßbündelgruppen angeordnet und nimmt zum Rande hin allmählich an Mächtigkeit ab, so daß der Rand des Läppchens selber nur aus einer Zellreihe besteht. Das die Innenfläche der Schwimmblase auskleidende einschichtige, flache Epithel breitet sich auch auf die Läppchen aus, indem es deren oberste Schicht bildet, welches Verhalten besonders gut an Präparaten, die mit salpetersaurem Silber behandelt worden sind, zu erkennen ist. Die unter dem flachen

Epithel gelegene dünne Bindegewebsschicht tritt unter die Zellschicht des Lappchens, wobei es dieselbe von den Bündeln paralleler Gefäße trennt und sämtlichen Vorwölbungen und Einbuchtungen der einzelnen Zellgruppen der tiefen Schichten folgt.

Die Zellen der Schicht sind in derselben zu Gruppen angeordnet, wobei es jedoch vollkommen unmöglich ist, irgendwelche Regelmäßigkeit in der Anordnung derselben festzustellen. Es ist jedoch zu bemerken, daß diese Beschreibung sich nur auf Percidae bezieht. Die einzelnen Gruppen bestehen bald aus einer großen Zahl von Zellen, bald nur aus vier oder noch weniger. Die Zellen einer Gruppe sind von verschiedener Größe. In einigen Gruppen sind die Zellen bisweilen wie in den schlauchförmigen Drüsen angeordnet, wobei auch ein Lumen sichtbar ist, welches sich jedoch bei genauerer Betrachtung als ein durchschnittenes Gefäß herausstellt, während die radiäre Lagerung der Zellen als eine zufällige, in Abhängigkeit von dem Verlauf der Gefäße, angesehen werden muß; damit wird auch die gruppenweise Anordnung der Zellen, die beständig von Gefäßen umgeben sind, erklärt. Bei den Percidae kann somit von einem schlauchförmigen Bau der Drüse, wie ihn VINCENT und BARNES für Physoclysti annehmen, nicht die Rede sein.

Der Bau der Blutdrüsenzellen.

Zwecks Studium der die Drüse zusammensetzenden Zellen fixierte ich dieselbe in verschiedener Weise. Die besten und beständigsten Resultate wurden jedoch bei einer Fixierung mit den Gemischen von FLEMMING und LENHOSSEK erhalten. Gefärbt wurden die Präparate hauptsächlich mit Eisenhämatoxylin und Safranin.

Ihrer Form und Größe nach sind die Zellen sehr mannigfaltig. Die Zellen der obersten Schicht sind kleiner und in horizontaler Richtung etwas ausgezogen. Es werden sowohl ein- als mehrkernige Zellen angetroffen; Thionin nach dem Verfahren von R. KRAUSE für Schleinzellen färbt diese Zellen nicht.

Zwischenein werden Zellen von ungewöhnlicher Größe, welche die benachbarten um das 20—25fache übertreffen, angetroffen; ihr Durchmesser beträgt bisweilen 100 und mehr μ . Zum Unterschiede von den gewöhnlichen Zellen der Drüse möchte ich sie Riesenzellen nennen; in mancher Beziehung ähneln sie den Riesenzellen des Knochenmarks, wie sie von M. HEIDENHAIN und andern beschrieben worden sind. Auf Querschnitten durch die Lappchen fehlen sie entweder vollkommen oder werden nur in der Ein- oder Zweifzahl

angetroffen. Auf Flachschnitten sind sie jedoch in großer Zahl vorhanden, wobei sie unregelmäßig zerstreut gelagert erscheinen. Die Dimensionen einiger dieser Zellen sind dermaßen groß, daß häufig eine derartige Zelle die ganze Dicke der Zellschicht der Drüse einnimmt und bis zur oberen Zellschicht heranreicht. Eine dieser Zellen ist auf Fig. 2 abgebildet. Jede Riesenzelle ist von einem dichten Gefäßnetz umgeben. Der Kern der Zelle ist sehr groß, lappig oder hufeisenförmig mit Vorwölbungen und Ausbuchtungen, liegt im Zentrum, infolgedessen er häufig bei der großen Ausdehnung der Zellen nicht in der Schnittebene gelegen ist, so daß die Riesenzellen auf Schnitten kernlos erscheinen.

Die Kerne der kleinen Drüsenzellen weisen eine charakteristische Eigentümlichkeit auf. Fast in jeder Zelle, besonders bei jungen Exemplaren, sind zwei nahe beieinander gelegene Kerne, welche sich durch ihre Chromatinmenge voneinander unterscheiden, gelagert. Während in dem einen Kern das Chromatin ein ziemlich dichtes Netz bildet, ist der andre Kern fast chromatinfrei, erscheint vollkommen durchsichtig und weist ein scharf gefärbtes Kernkörperchen auf. Derartige Kerne sind auf Fig. 4 abgebildet. Infolge seiner Durchsichtigkeit wird der zweite Kern häufig von dem umgebenden Protoplasma verdeckt, wobei das Kernkörperchen als ein in der Nähe des an Chromatin reichen Kernes gelegener Zelleinschluß erscheint. Ein derartiger Beobachtungsfehler kann um so leichter gemacht werden als im Protoplasma dieser Zellen recht häufig neben dem Kern Gruppen von Körnchen angetroffen werden, welche an die Zentralkörperchen, wie sie häufig und mannigfach von vielen Forschern in andern Zellen beschrieben worden sind, erinnern. Bisweilen werden auch Zellen angetroffen, deren beide Kerne ungefähr gleiche Chromatinnengen enthalten oder sich jedenfalls nicht so scharf voneinander unterscheiden wie die vorher beschriebenen. Es lassen sich sogar in dieser Beziehung allmähliche Übergangsformen erkennen, d. h. die einzelnen Zellen eines Präparates weisen je ein Paar Kerne auf, die sich hinsichtlich ihrer Chromatinmenge bald mehr bald weniger voneinander unterscheiden. Da diese Kerne häufig miteinander zusammenhängen, so ist der Schluß erlaubt, daß hier eine Form der amitotischen Kernteilung erfolgt, indem von einem chromatinreichen Kern sich ein chromatinarmer abschnürt, wobei er sich allmählich in einen ebensolchen umwandelt wie derjenige, von dem er sich abgeschnürt hat. Diese durchsichtigen, chromatinarmen Kerne erinnern einigermaßen an die »Nebenkerne«, welche RABL in den Salamanderlarven

beschrieben hat, nur mit dem Unterschiede, daß sie im weiteren nicht verschwinden, sondern in gewöhnliche Kerne sich umwandeln. Eine Durchschnürung des Kernkörperchens im Kern wird sehr häufig beobachtet, der Kern schnürt sich jedoch niemals genau in zwei Hälften durch, wie es bei den andern Formen der amitotischen Teilung beobachtet wird. Es ist daher eher anzunehmen, daß hier eine Knospung oder eine Abschnürung eines kleineren Kernes von einem größeren erfolgt.

Wenn hinsichtlich des Vorhandenseins einer derartigen Kernteilungsform in den kleinen Zellen der Drüsen gezweifelt werden kann, so unterliegt das Vorkommen einer Knospung an den Kernen der Riesenzellen durchaus keinem Zweifel, infolgedessen diese Frage eine größere Aufmerksamkeit beansprucht.

Die Riesenzellen werden, wie bereits erwähnt, in den Drüsen recht häufig angetroffen, selten daß sie auf einem Flachschnitt überhaupt nicht vorhanden sind. Besonders häufig finden sie sich jedoch bei jungen Fischen, z. B. bei jungen Sandarten. Die Gestalt dieser Zellen ist sehr verschieden; während die kleinen Zellen der Drüse mehr oder weniger oval sind, werden die Riesenzellen in den mannigfaltigsten Formen angetroffen. Zwischen ihnen sind jedoch und zwar die größten von regelmäßiger sphärischer Form. Häufig schieben sich in eine derartige Zelle von der Peripherie aus eine oder mehrere kleine Zellen ein, wobei sie die sphärische Form der Riesenzellen alterieren (Fig. 6). Wenn nun viele kleine Zellen sich in die großen einschieben, so macht die Riesenzelle den Eindruck eines Zwischenraums zwischen den kleinen Zellen, und nur ihr großer Kern oder ihre Kerngruppen, lassen in ihr die Riesenzelle erkennen (*a a* Fig. 8, 9). Ein derartiger Eindruck wird jedoch nur auf den ersten Anblick erhalten, bei einer genauen Untersuchung ändert sich das Bild vollkommen. Die große Zelle von unregelmäßiger Form ist nur der Rest der ursprünglichen, sphärischen Riesenzelle; die kleinen Zellen an ihrer Peripherie entstehen aus der Riesenzelle selber und zwar auf folgende Weise: Die ursprüngliche sphärische Riesenzelle hat einen gelappten Kern; bald jedoch nimmt letzterer Hufeisenform an (Fig. 3); von ihm schnüren sich kleine Kerne ungefähr von derselben Größe, wie die Kerne der kleinen Zellen der Drüse ab. Eine Gruppe derartiger Kerne sammelt sich zunächst an dem großen Kern (Fig. 5) an, darauf jedoch rücken einige derselben allmählich an die Peripherie der Zellen. Das Protoplasma der großen Zelle teilt sich an seiner Peripherie in einzelne Abschnitte, von denen jeder einen der

kleinen Kerne enthält. Auf diese Weise bilden sich mehrere kleine Zellen, welche aus der großen entstanden sind, sich jedoch von derselben nicht abgetrennt haben, sondern gleichsam in derselben geblieben sind (Fig. 6). Dasselbe erfolgt auch in den andern Abschnitten der Riesenzelle. Bald ist fast die Hälfte der Riesenzelle in eine Gruppe von kleinen Zellen zerfallen (Fig. 8, 9). Indem sich vom großen Kern stets neue Kerne abschnüren, verwandelt sich ersterer schließlich in eine Gruppe kleiner Kerne, deren Zahl zehn und mehr betragen kann. Diese Kerne haben dasselbe Schicksal wie die bereits früher abgeschnürten, infolgedessen die ganze Riesenzelle in eine Gruppe kleiner Drüsenzellen zerfällt, die von Gefäßen umgeben wird, von welchen einige allmählich zwischen die neuen Zellen eindringen und die große Gruppe derselben in mehrere kleinere teilen. Die einzelnen Stadien einer derartigen Teilung der Riesenzellen sind auf einem und denselben Präparat besonders von jungen Fischen zu erkennen. Das beigegebene Schema erläutert das Gesagte.

Stellt nun der beschriebene Fall der amitotischen Teilung etwas Neues dar? Die Kernknospung ist eine recht verbreitete Erscheinung und bereits von ARNOLD unter dem Namen »Kernfragmentation« in den Knochenmarkszellen, und darauf an denselben auch von HEIDENHAIN beschrieben worden. Was nun die Teilung einer großen Zelle in eine Gruppe kleiner anbelangt, so gehört dieselbe zu den seltenen Fällen der amitotischen Teilung, welche in verschiedenen Variationen in einigen Epitheltypen beobachtet worden ist. (TONKOFF beobachtete sie im Epithel des Herzbeutels der Säugetiere.)

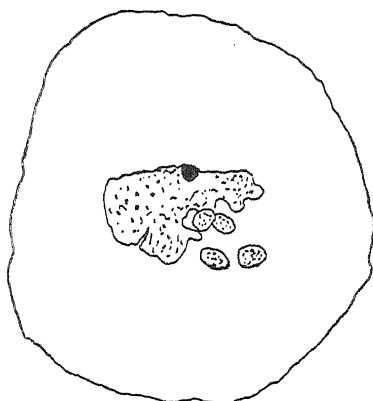
Die Nerven der Schwimmblase.

In Betreff der Frage nach den Nerven der Schwimmblase sind bisher keine Angaben in der Literatur vorhanden. Es ist nur bekannt, daß mit der Arterie in die Schwimmblase Ästchen des Sympathicus eindringen.

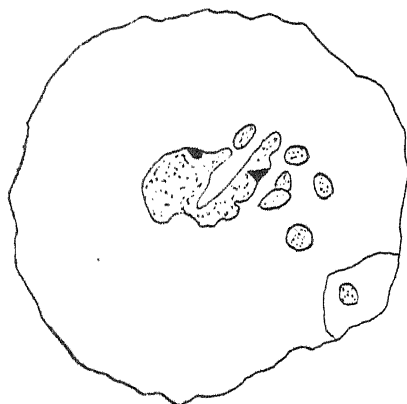
Beim Studium der Nerven in der Schwimmblase wandte ich drei Methoden an: 1) das Verfahren von GOLGI, 2) die Vergoldungsmethode nach RUFFINI und 3) die intravitale Färbung mit Methylenblau. Die konstantesten Befunde wurden bei Anwendung des letzteren Verfahrens erhalten, wobei die Färbung folgendermaßen erfolgte: 1) Einführung einer $\frac{1}{8}$ — $\frac{1}{20}$ -%igen Lösung von Methylenblau in die Blutgefäße durch den Bulbus aortae, nach vorhergehender Ausspülung der Gefäße mit physiologischer Kochsalzlösung. 2) Einführung schwacher Methylenblaulösungen ($\frac{1}{20}$ — $\frac{1}{40}$ -%) in das Lumen der Schwimmblase.



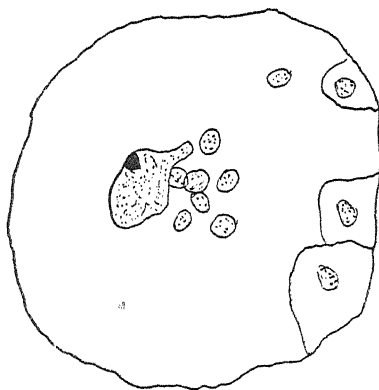
I.



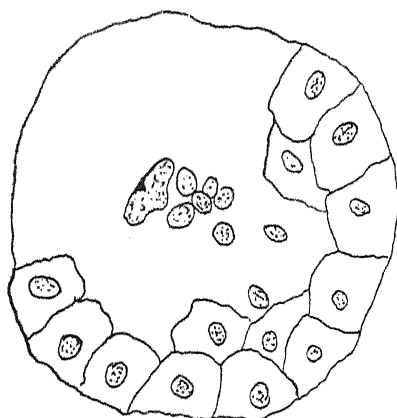
II.



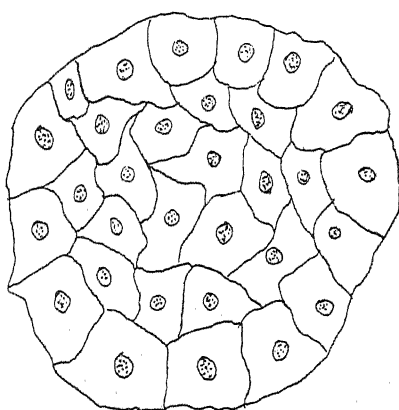
III.



IV.



V.



VI.

Schema der allmählichen Umwandlung (Stadien I—VI) einer Riesenzelle in eine Gruppe kleiner Drüsenzellen.

3) Überführung des lebenden Fisches mit eröffneter Bauchhöhle in eine $\frac{1}{30}$ — $\frac{1}{60}$ ige Methylenblaulösung. 4) Färbung der in toto ausgeschnittenen Schwimmblase mit einer $\frac{1}{12}$ — $\frac{1}{20}$ igen Lösung in PETRI-Schalen. Die Fixierung und Weiterbehandlung der gefärbten Präparate wurde in verschiedener Weise nach den von Prof. A. S. DOGIEL in der »Technik der Färbung des Nervensystems mit Methylenblau« angegebenen Verfahren ausgeführt.

Mit der Arteria vesicae dringt in die Schwimmblase ein recht dicker Nervenstamm ein, welcher sich darauf mit den Gefäßen in der Schwimmblasenwand verzweigt. Die Bündel der parallelen Gefäße werden von feinsten Nervenästchen umflochten, deren ein Teil in die Zellschicht eindringt und ein dichtes Geflecht bildet. Einige Fasern dringen zwischen den einzelnen Zellen vor und bilden Endverzweigungen, welche eine jede Zelle mit einem büschelförmigen Endapparat umgeben (Fig. 10, 11). Sowohl im Gebiete des Fußes als auch der Basis eines jeden vasenförmigen Gefäßbündels sind im Verlauf der Nervenstämme eine große Zahl sympathischer Ganglien gelagert, welche aus einer verschiedenen Anzahl bipolarer Nervenzellen bestehen. An der Basis eines Gefäßbündels können bis 20 und mehr derartige Ganglien gezählt werden (Fig. 12, 14). Zu beiden Seiten eines jeden Gefäßbündels verlaufen zwei dicke Nervenstämmchen, welche aus dem Gebiet der Blutdrüse austreten und sich in der Schwimmblasenwand verästeln, wobei sie ein dichtes Geflecht bilden. In dem bindegewebigen Anteil der Wand ist eine große Zahl von Nervenendapparaten eingelagert (Fig. 13).

St. Petersburg, im April 1904.

Literaturverzeichnis.

1. M. TRAUBE-MENGARINI, Ricerche sui gas contenuti nella vescica natatoria dei Pesci. Nota 1 in: Atti Accad. Lincei Rend., vol. III, 1887, 2. sem. Nota 2 in: ibid., vol. IV, 1. sem. Nota 3 in: ibid.
2. MOREAU, Mémoires de Physiologie. Paris 1877.
3. G. HÜFNER, Zur physikalischen Chemie der Schwimmblasengase. Arch. für Anat. u. Physiol., Phys. Abt. 1892.
4. M. REGNARD, Sur l'action statique de la vessie natatoire des poissons. C. R. Soc. Biol. Paris (10), T. II. 1895.
5. J. RICHARD, Sur les gaz de la vessie natatoire des Poissons. Compt. Rend. T. CXX. 1895.
6. A. MARCACCI, Les apportes des organes de la respiration et de la natation chez les Pulmonés aquatiques. Arch. Ital. Biol. T. XXII.

7. L. CHARBONNEL-SALLE, Recherches expérimentales sur les fonctions hydrostatiques de la vessie natatoire. Ann. Sc. N (7). T. II.
8. H. CORBLIN, Recherches sur la locomotion du poisson et sur la fonction hydrostatique de la vessie natatoire. Compt. Rend. Soc. Biol. Paris (8). T. IV.
9. H. CORNING, Beiträge zur Kenntnis der Wundernetzbildung in der Schwimmblase der Teleostier. Morph. Jahrb. Bd. 14.
10. A. COGGI, Über die epithelialen Teile der sog. Blutdrüsen in den Schwimmblasen des Hechtes (*Esox lucius*). Morph. Jahrb. Bd. 15.
11. ———, Intorno ai corpi rossi della vescica natatoria di alcuni Teleostei. Mitth. Zool. Stat. Neapel. Vol. VII.
12. F. RAFFAELE, Sullo spostamento postembrionale della cavità addominale nei Teleostei. Mitth. Zool. Stat. Neapel. Vol. IX.
13. VINCENT and BARNES, On the Structure of the Red Glands in the Swim-Bladder of certain Fishes. London. Journ. Anat. Phys. Vol. XXX.
14. CH. JACOBS, Über die Schwimmblase des Fisches. Tübinger Z. Arb. III. Bd. Nr. 2.
15. NUSBAUM u. SIDORIAK, Das anatomische Verhältnis zwischen dem Gehörorgane und der Schwimmblase bei dem Schlammbeißer (*Cobitis fossilis*). Anat. Anz. 16. Jahrg. S. 209—223.
16. M. JACQUET, Recherches sur la vessie natatoire des Loches d'Europe. Revue Suisse Zoolog. T. II.
17. BRIDGE and HADDON, Contributions to the Anatomy of Fishes. Phil. Trans. Vol. CLXXXIV. p. 65—333. (Ich citiere nach Biolog. Jahresbericht, 1893).
18. HEIDENHAIN, Die Riesenzellen des Knochenmarks und ihre Zentralkörper. Würzburger Sitzungsber. 1892. p. 130.
19. ———, Über den Bau und Funktion der Riesenzellen (Megacaryocysten) im Knochenmark. Ibid. 1894. S. 18.
20. ———, Neue Untersuchungen über die Zentralkörper. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. XLIII. 1894. S. 564.
21. J. BROMAN, Über Riesenspermatiden bei *Bombinator igneus*. Anat. Anz. 1900. Bd. XVII. Januar.
22. H. RABL, Über das Vorkommen von Nebenkernen in den Gewebezellen der Salamanderlarven, ein Beitrag zur Lehre von der Amitose. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XLV.
23. J. ARNOLD, Beobachtungen über Kerne und Kernteilung in den Zellen des Knochenmarks. VIRCHOWS Arch. XCIII. Bd. 1883.
24. HEIDENHAIN, Über die Mikrozentren mehrkerniger Riesenzellen, sowie über Zentralkörperfrage im allgemeinen. Morphol. Arb. Bd. VII. Heft 1.
25. SEBRA, Sur les corps rouges de Téléostéens. Bull. mus. d'hist. naturelle. Paris 1897.
26. BONNIER, Sur les fonctions statique et hydrostatique de la vessie natatoire des Poissons. C. R. Soc. Biol. Vol. II. 1895.
27. A. SAEGER, Die Physiologie und Morphologie der Schwimmblase der Fische. Arch. f. Physiol. Bd. XCIV. 1903.
28. A. DOGIEL, Das periphere Nervensystem des *Amphioxus*. Anat. Hefte, herausgeg. von MERKEL u. BONNET. Heft 66.
29. ———, Methylenblautinktion der motorischen Nervenendigungen in den Muskeln der Amphibien und Reptilien. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXXV.

30. RINA MONTI, Contributo alla conoscenza dei nervi del tubo digerente dei pesci. Rend. del Ist. Lomb. di Sc. et lett. Serie VI. Vol. XXVIII.
31. A. NEMILOFF, Zur Frage der Nerven des Darmkanals bei den Amphibien. Vorgelegt in der Sitzung der Abth. f. Zoologie u. Phys. d. St.-Petersb. Naturforschergesellsch. am 23. Okt. 1900.
32. S. SACUSSEW, Über die Nervenendigungen am Verdauungskanal der Fische. Abth. f. Zoologie u. Phys. der Nat.-Ges. St.-Petersburg. Bd. XXVIII (3).
33. R. CHEVREL, Sur l'anatomie du système nerveux grand sympathique des Elasmobranches et des Poissons osseux. Arch. z. Expér. (2). Vol. V^{bis}.
34. F. MOSER, Beiträge zur vergleichenden Entwicklungsgeschichte d. Schwimmblase. Arch. f. mikr. Anat. LXIII. Bd. 3. Heft. 1904.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel VIII und IX.

Fig. 1. Ein Bündel paralleler Gefäße, welche sich in der Drüse in ein dichtes Capillarnetz verzweigen; die Capillaren umflechten die Drüsenzellen. *a* Schleifen, die aus dem Bereich der Drüse heraustreten. Injektion der Gefäße mit Berliner Blau. REICHERT Obj. 3.

Fig. 2. Ein Teil eines Querschnitts durch die Drüse; *a* große Zelle mit gelapptem Kern, welche sich später in eine Gruppe gewöhnlicher Drüsenzellen umwandelt, *b* gewöhnliche Drüsenzellen, *c* Blutgefäße. REICHERT Obj. 8*a*.

Fig. 3. Riesenzelle mit hufeisenförmigem Kern, welcher sehr wenig Chromatinkörner und einen großen Kernkörper enthält. REICHERT homog. Ölimmers. $\frac{1}{12}$.

Fig. 4. Zelle mit zwei Kernen, welche ungleiche Mengen Chromatinkörner enthalten und sich infolgedessen durch die Färbung scharf voneinander unterscheiden. In einem Kern erfolgt eine Teilung des Kernkörperchens. REICHERT homog. Ölimmersion $\frac{1}{12}$.

Fig. 5. Zelle mit hufeisenförmigem Kern, welcher allmählich in eine Gruppe kleiner Kerne zerfällt. REICHERT homog. Immersion $\frac{1}{12}$.

Fig. 6. Riesenzelle mit einer Gruppe von Kernen im Zentrum, welche allmählich zur Peripherie der Zelle rücken, wo sie sich mit einem Teil vom Protoplasma umgeben und eine kleine Zelle an der Peripherie der Riesenzelle bilden. REICHERT homog. Immersion $\frac{1}{12}$.

Fig. 7. Teil einer Riesenzelle mit zwei Kernen, welche den Rest eines großen hufeisenförmigen Kernes darstellen. REICHERT homog. Immersion $\frac{1}{12}$.

Fig. 8, 9. Weitere Stadien der Umwandlung der Riesenzelle in eine Gruppe kleiner Drüsenzellen. *aa* Reste der Riesenzelle. REICHERT homog. Ölimmersion $\frac{1}{12}$.

Fig. 10, 11. Nervenendverzweigungen, welche die Drüsenzellen umflechten. REICHERT Obj. 8*a*.

Fig. 12. Verteilung sympathischer Ganglien in der Drüse. *a* sympathische Ganglien. REICHERT Obj. 3.

Fig. 13. Nervenendigung in dem Bindegewebe der Schwimmblasenwand. REICHERT Obj. 8*a*.

Fig. 14. Pericelluläre Nervenetze in den sympathischen Ganglien der Drüse. Immersion $\frac{1}{12}$.

Die physiologische Morphologie der Verdauungsorgane bei *Aphrodite aculeata*.

Von

Dr. phil. H. Jordan,

Privatdozent an der Universität Zürich.

(Aus dem zoologischen Institut der Universität Zürich.)

Mit Tafel X.

I. Die Mitteldarmgebilde und ihre Bedeutung.

Die bei der Schnecke von BIEDERMANN und MORITZ (1), sowie beim Flußkrebs von mir (2) gewonnenen Tatsachen veranlaßten mich, meine Studien über die physiologische Morphologie von Verdauungsorganen solcher Tiere weiter auszudehnen, bei denen die Resorption in Darmausstülpungen stattfindet, die man früher »Leberschläuche« oder »Leber« genannt hat.

Das Material zu dieser Arbeit, den polychäten Anneliden *Aphrodite aculeata*, habe ich gelegentlich eines Aufenthalts an der biologischen Anstalt auf Helgoland gesammelt, woselbst auch die — der Kürze der zu Gebot stehenden Zeit halber — nicht allzu zahlreichen Versuche angestellt wurden. Der Verwaltung der biologischen Anstalt auf Helgoland sei übrigens auch an dieser Stelle mein bester Dank ausgedrückt.

Die Literatur über *Aphrodite* ist reichhaltig, es sei von uns nur derjenige Teil erwähnt, der sich in etwa mit der Physiologie oder der physiologischen Morphologie befaßt, schon weil in den Arbeiten von DARBOUX (4) und SETTI (5) für uns durchaus hinreichende Literaturübersichten gegeben werden.

Der Rüssel (trompe) sowie der dicke, stark cuticularisierte Oesophagus (»ventricule«), der nach DARBOUX und andern ganz sicher die Nahrung mechanisch zu zerkleinern berufen ist, soll uns nicht beschäftigen. Aus ihm gelangt die Nahrung durch ein kurzes s-förmig gebogenes Zwischenstück (Ansa, SETTI) in den Hauptteil der Mitteldarmgebilde, der in der Literatur mit dem Oesophagus sich um den

Namen »Magen« streitet, den wir aber seiner Größe wegen — nichts präsumierend — »Hauptdarm« nennen wollen. Derselbe beginnt ziemlich breit, läuft durch den ganzen Körper des Tieres nach hinten spitz zu, um in den kurzen engen ektodermalen Enddarm überzugehen. An den Darm setzen sich — segmental angeordnet — die 18 Paar (SETTI) Blindschläuche an, die uns hauptsächlich hier beschäftigen sollen. Der Habitus dieser Coeca ist bekannt: sie weisen eine Anzahl von Ramifikationen auf, die dorsal in demjenigen Gewebe verankert sich befinden, welches die Elytren trägt. Der Hauptteil des Schlauches endet unverzweigt in einer knolligen Erweiterung ventral (vgl. SELENKA [7] Taf. III, Fig. 1 u. 2, SETTI l. c. Taf. XV, Fig. 1—3). Welche Tatsachen über die physiologische Morphologie und die Physiologie dieser Mitteldarmgebilde gibt uns nun die Literatur an die Hand?

Zwischen den mannigfachen Ausstülpungen des Darmes gewisser niederer Tiere und der früher »Leber« genannten Mitteldarmdrüse bei Mollusken und Crustaceen ist embryologisch, ja eigentlich allgemein morphologisch kein Unterschied; und doch hat man, was für jene selbstverständlich war, für diese erst nachweisen müssen: nämlich, daß die Nahrung in diese Schläuche gelangt, und daselbst resorbiert wird. Dem äußeren Habitus nach nimmt der Darmapparat von *Aphrodite* eine Art Mittelstellung zwischen den beiden oben ange deuteten Extremen ein, und so kann es denn nicht Wunder nehmen, daß die Ansichten über die Funktionen desselben auseinandergehen.

In der im Jahre 1766 erschienenen Arbeit von PALLAS (6) findet sich die Ansicht, als dienten die Schläuche der Vergrößerung der resorbierenden Darmoberfläche, zwar nicht bewiesen — wohl aber behauptet: »Rectitudo et brevisitas intestini medii, per capacissimum harum appendicularum apparatus compensatur. Clymus enim, ob angustiam ani diu retentus in eas transit, ibique commoratur ut alimentum resorberi possit« (l. c. S. 88).

Der erste, der experimentell die Resorption seitens der »Leberschläuche« zeigte, war SELENKA 1873 (7), der in seiner Arbeit über das Gefäßsystem von *Aphrodite* auf S. 39 mitteilt, daß Karmin- und Eisenlösung schnell durch die Wandung der Schläuche diffundiere. Unmittelbar nachdem das Karmin den Schlauch erreicht hat, sieht man »rötliche Wolken sich in die Leibesflüssigkeit ausbreiten, ohne daß die Anhänge verletzt oder gerade strotzend gefüllt sind«. Diese ganz beiläufige Bemerkung hat, wie es scheint, keine Beachtung gefunden; wohl nicht ganz mit Unrecht. Für diesen vereinzelt

dastehenden Versuch dürfte es noch eine ganze Reihe von Erklärungen geben, etwa kleine Verletzungen, vielleicht durch Selbstverdauung, die bei den Tieren so schnell eintritt, Verletzungen also, die dem Autor hätten entgehen müssen. Ja, ich meine diese Erklärungsweise ist ungezwungener fast, als die Annahme eines derartig schnellen Resorptionsprozesses — in Wirklichkeit ist mir immer nur dessen Langsamkeit aufgefallen — daß ich kaum wagen darf, die Mitteilung SELENKAS zur Stütze meiner Auffassung von der resorptiven Funktion der Schläuche in Anspruch zu nehmen. Ich habe schon gesagt, daß spätere Autoren die Angaben SELENKAS ignorieren, und wenn auch 10 Jahre später, im Jahre 1883 HASWELL (8) keine Bedenken trägt, ohne Versuche den dorsalen Ausstülpungen die Sekretion, dem ventralen Teile des Schlauches aber die Resorption zuzuschreiben, so finden wir bei EISIG (9) und DARBOUX (4) der Ansicht bestimmt Ausdruck verliehen: Die Nahrung gelangt niemals in die Schläuche.

In seiner 1887 erschienenen Monographie der Capitelliden des Golfs von Neapel kommt EISIG beiläufig auf Verhältnisse zu sprechen, die die Mitteldarmgebilde von *Aphrodite*, vor allem deren mutmaßliche exkretive Funktion betreffen (s. u.). Hier kommt nur eine Bemerkung in Betracht (S. 748): »Obwohl hier nicht der Ort für Spekulationen morphologischer Natur ist, so sei doch auf die mannigfache, auch im anatomischen Verhalten sich kundgebende Übereinstimmung hingewiesen, welche z. B. zwischen den langen, kanalförmigen, stets von Speisen freibleibenden¹ Darmdivertikeln von *Aphrodite aculeata* einer- und den MALPIGHISCHEN Gefäßen andererseits herrscht.« Auf Grund eingehender Untersuchungen kommt DARBOUX 1900 (4) zu dem gleichen Ergebnis. Er knüpft an die schon erwähnte Monographie von HASWELL (8) an, der seine Meinung, als diene der ventrale Teil der Coeca der Resorption, der dorsale Teil aber der Fermentsekretion, durch histologische Fakta stützt: Der ventrale Teil des Schlauches habe gleiche Struktur als der Darm, die dorsalen Verzweigungen aber drüsige Beschaffenheit. Dieser Anschauung nun tritt DARBOUX entgegen (S. 222): Dorsaler und ventraler Teil der Coeca sind histologisch unter sich gleich, unterscheiden sich dem Baue nach aber ganz wesentlich von der Darmwand. Daß die Nahrung in die Schläuche nicht eindringt, wird folgendermaßen gezeigt:

1) In den Fäkalien befinden sich stets Partikel, besonders »un

¹ Von mir gesperrt.

grand nombre de fragments de crustacés», die ihrer Größe wegen in die Schläuche einzudringen nicht vermögen.

2) In den Schläuchen befinden sich niemals Nahrungspartikel.

3) In Wasser aufgeschwemmtes Karminpulver wird einer Anzahl Aphroditen in den Darm injiziert, die Tiere von Stunde zu Stunde geöffnet, die Coeca unter dem Mikroskop untersucht, nie aber Karmin gefunden. Leider finden sich keine Angaben darüber, ob die Injektion per anum oder per os erfolgte, noch darüber, wie lange die Tiere im höchsten Falle nach der Injektion am Leben erhalten wurden.

Genug, die dargelegten Ansichten würden unumschränkt herrschen, wenn in der Arbeit von SETTI (5), die ziemlich gleichzeitig (1900) mit der von DARBOUX erschien (die beiden Autoren erwähnen denn einander auch nicht), sich nicht folgende kurze Bemerkung fände:

«Particelle minutissime di sostanze alimentari si trovano anche nelle appendici specialmente nelle vescicole; e per quanto trasformate e diffuse in un liquido particolare, sono però riconoscibili senza difficoltà; i succhi ghiandolari vi agiscono dunque qui pure, e forse più attivamente che altrove. Ma dove si effettuano e come, gli ultimi processi della funzione digestiva? Qui veramente s'incontrano le difficoltà insormontabili col semplice appoggio dei dati anatomici, perchè vengono a complicare le questioni, varie circostanze notevoli, che sono precisamente caratteristiche dell' organismo di cui ci occupiamo» (l. c. S. 321). — DARBOUX würde diese Bemerkung nicht überzeugt haben, sagt er doch S. 222 hinsichtlich eigener Befunde: «Je me suis toujours facilement expliqué la présence des divers éléments observés, sans avoir besoin d'admettre que le coecum contient autre chose que les produits de la sécrétion de sa paroi.» Seinen Lesern erklärt der Autor dies Vorhandensein freilich nicht. Was ist nun nach Ansicht aller dieser Autoren die wahre Funktion der Schläuche? Sekretion und Exkretion.

Die Sekretion wird vor allem histologisch, dann aber von DARBOUX und lange vor ihm (1882) von KRUKENBERG (10) experimentell festgestellt. Beide Autoren untersuchen nur die proteolytische Wirkung des Saftes, und finden in Übereinstimmung, daß derselbe nicht bei saurer, wohl aber bei neutraler, besser noch bei alkalischer Reaktion Eiweiß sehr energisch zu spalten vermag. Ein weiteres Beispiel dafür, daß in der Evertibratenreihe diejenigen Proteasen vorherrschen, ja ausschließlich vorhanden sind, die wir mit dem Trypsin der Wirbeltiere analogisieren können.

Neben der secernierenden Funktion finden wir, daß den Schläuchen

auch eine excernierende Tätigkeit zugeschrieben wird. Ich werde auf diese Ansicht der Autoren bei Gelegenheit der Darstellung der histologischen Verhältnisse im Schlauche zu sprechen kommen.

Meine eignen Untersuchungen über die Bedeutung der Mitteldarmgebilde von *Aphrodite* sind im ganzen keine Nachuntersuchungen, da ich seinerzeit auf Helgoland die angeführte Literatur nachzulesen keine Gelegenheit hatte. Ich habe meine an *Astacus* gewonnenen Erfahrungen auf *Aphrodite* übertragen, Erfahrungen, die mich unter anderm lehrten, daß bei den Evertrebraten die Resorption nicht Sache von Stunden, sondern von Tagen sei. So habe ich denn einer Reihe von Exemplaren eine Aufschwemmung von Karminpulver per os unter mäßigem Drucke eingeblasen und die Tiere sodann mindestens 24 Stunden am Leben erhalten. Kontrolltiere, die vor der »Fütterung« geöffnet waren, bewiesen, daß eine direkte Injektion der Schläuche nicht stattfand; wurde der Druck im Darm zu hoch, so spritzte das Tier aus dem Anus die injizierte Flüssigkeit in Gestalt eines kräftigen Strahles heraus. Die nach 24 Stunden geöffneten Tiere wiesen folgendes Verhalten auf: Viele Coeca erscheinen vollständig rot, im Darm befindet sich, zu einem wurstförmigen, schleimungebenen Ballen, die Hauptmasse des Karmins zusammengepreßt. Ein Schlauch (Taf. X, Fig. 1) wird freipräpariert, abgebunden und in Sublimat konserviert; später geschnitten zeigt er sich vollständig mit feinsten Karminkörnchen erfüllt; auch die dorsalen Ramifikationen sind nicht frei von dem Farbstoffe, obwohl die Hauptmasse in den plumpen Verdickungen des ventralen Teiles sich befindet. Der Beweis also, daß die Nahrung wirklich in die Schläuche gelangt, scheint mir erbracht.

Resorbiert das Schlauchepithel? Der Kürze der Zeit halber konnte ich nur eine Art von Versuchen anstellen, um obige Frage zu beantworten: Ich habe den Tieren eine Lösung von Ferrum oxydatum saccharatum per os injiziert und sie dann 1—2 Tage leben lassen, wobei die »Fütterung« wiederholt wurde. Das zu untersuchende Material kam dann in eine konzentrierte Lösung von Sublimat in Alkohol (zur Fällung des Eisenpräparates) usw. Später wurden Stücke vom Darm und seinen Anhängen in Schnittserien zerlegt, die Schnitte erst mit Schwefelammonium behandelt und sofort untersucht, später mit Ferrocyankali + Salzsäure die Berlinerblaureaktion angestellt, mit Karmin (Boraxkarmin, Parakarmin P. MAYER usw.) oder mit Hämatoxylin (kurze Zeit) Eosin (kräftig) gefärbt. (Auf die Methode komme ich weiter unten noch zu sprechen.) Daß diese doppelte Reaktion eine ganz besondere Garantie bietet, etwaige

Eisenteilchen in den Geweben aufzufinden und als Eisen zu diagnostizieren, dürfte auf der Hand liegen.

Das Resultat war: Im Epithel der Coeca fanden sich sowohl in den dorsalen Ramifikationen als auch im ventralen Teile zahlreiche kleine »Eisenvacuolen«, sonst nirgends, vor allem also nicht im Epithel des »Hauptdarmes«.

Während ich auf die Frage, welche Elemente des Schlauches zu resorbieren vermögen, im Kapitel »Histologie der Coeca« zu sprechen komme, muß ich hier noch einiges über meine negativen Befunde im Darmepithel berichten. Eine ganze Reihe von Därmen von mit Eisen gefütterten Tieren wurden so der Länge nach geschnitten, daß ich mir über die gesamte Ausdehnung ein Urteil habe bilden können. Niemals waren Eisenvacuolen in den Zellen zu finden. Schon nach Schwefelammonbehandlung fiel die weiße Farbe der Gewebe im Gegensatz zu dem der Schläuche auf; die Berlinerblaureaktion verlief ebenfalls negativ; dabei ist zu bemerken, daß das Lumen mit einer dicken, eigentümlich gelagerten Masse blaugefärbter Substanz gefüllt war. Für die Methode nicht ohne Bedeutung, und daher erwähnenswert, ist der Befund an einem Tiere, welches ich 2 Tage nach der Fütterung am Morgen tot vorfand. Hier nahmen die Gewebe fast in ihrer Gesamtheit einen bläulichen Ton an, nicht nur das Darmepithel (nur zwischen den zerfaserten Zellen), sondern auch Bindegewebe, Darmmuskulatur, ja die Dottersubstanz der anhaftenden Eier. Aber auch hier fanden sich keine »Eisenvacuolen« in den Darmzellen.

Daß durch einen derartig einseitigen Versuch der strikte Beweis, als sei das Darmepithel zum Resorbieren überhaupt nicht instande, nicht zu erbringen ist, muß anerkannt werden, allein es dürfte feststehen, daß die Resorption in diesem Gebilde zum mindesten äußerst eingeschränkt, wenn nicht ganz aufgehoben ist, und das wird zum Verständnis des Folgenden ausreichen: denn es erwächst uns nun die Aufgabe, eine genaue Darstellung der Verdauungsvorgänge zu geben, sowie der Organe, die eben diese Vorgänge bedingen.

Als ich meine »Karminthiere« nach 24 Stunden öffnete, fand sich — wie schon angedeutet — der Farbstoff zu einer überraschend festen Wurst zusammengepreßt (ähnlich bei Fütterung mit Schlemmkreide). Dies Verhalten ist um so auffallender, als die angewandte Aufschwemmung eine recht dünne war. Daraus ergibt sich, daß im

Hauptdarme die gelöste, sowie die ganz fein verteilte Nahrung von den Rückständen abgepreßt wird: Nicht in das Hauptdarmepithel hinein, das ergab sich ja aus unsern Eisenversuchen; so bleiben denn nur die Coeca übrig als der Ort, in den die gelöste und fein verteilte Nahrung eindringt. Was hat das zu bedeuten? Eine Vergrößerung der resorbierenden Oberfläche stellen die Schläuche nicht eigentlich dar, weil — käme es auf eine solche an, der Hauptdarm seine resorptive Funktion nicht — teilweise oder ganz — würde verloren haben. Einen Schlüssel für die Beantwortung dieser Frage geben uns zwei Umstände an die Hand: erstens die ganz entsprechenden Verhältnisse bei *Astacus* (2), zweitens die Tatsache, daß *Aphrodite* im Sande lebt, der sich wohl stets der Nahrung beimengen wird, und daß ferner unser Objekt u. a. von Crustaceen lebt, welche es mitsamt dem Panzer verzehrt (vgl. DARBOUX [4] S. 222, Abs. 1).

Um nicht zu weitschweifig zu werden, beschreibe ich den Vorgang der Verdauung; der Beweis für die Richtigkeit des Mitzuteilenden ergibt sich aus Obenstehendem von selbst:

Die im Oesophagus mechanisch zerkleinerte Nahrung gelangt in den Hauptdarm, woselbst sie der Einwirkung des Verdauungssaftes ausgesetzt wird. Es scheint, daß erst nach einer Reihe von Stunden (DARBOUX' Mißerfolg), wenn die löslichen Körper ihre hydrolytische Spaltung erlitten haben, der Darm sich — bei verschlossenem Anus — heftig zu kontrahieren beginnt, so daß die Nahrung, soweit sie dies vermag, den einzigen Ausweg sucht, der ihr offen steht: die Mündungen der Coeca. Soweit sie dies vermag, sage ich; wir werden sogleich sehen, daß eine überaus interessante Filtereinrichtung nur die feinst verteilte Nahrung in die Schläuche passieren läßt. Doch vorab noch einige Worte über den Hauptdarm: Seine Funktion ist vornehmlich diejenige einer Presse, die nur solche Nahrung in die Schläuche, d. h. also an das notwendigerweise zarte resorbierende Epithel gelangen läßt, welche diesem letzteren mechanisch nicht schaden kann. Dementsprechend ist der Hauptdarm selbst den Schädlingen (Sandkörner, Panzerteile) voll und ganz ausgesetzt, würde also stets verletzt werden, hätte er die resorptive Funktion — wenigstens im ganzen Umfange — und damit die Notwendigkeit beibehalten, eine zarte Oberfläche zu besitzen.

Und in der Tat, wir finden, daß mit der reduzierten oder aufgehobenen resorptiven Funktion eine ganz eigentümliche Umbildung der Elemente des Darmes einhergeht, ja wohl auch die Ursache jener

dargetanen Einbuße ist, eine Umbildung, deren Produkt zu beschreiben ich mir nun erlauben will.

Auf den ersten Blick fallen an den Darmzellen folgende Eigentümlichkeiten auf, durch die sie sich wesentlich von dem Normalhabitus funktionierender Mitteldarmzellen unterscheiden: Der ganze Zellkörper ist mit einer ungewöhnlich starken Membran (*»Pellicula«*) bekleidet; die einzelnen Zellen weisen bei enormer Länge (0,15 mm im Mittel, SERRI) überraschend geringes Kaliber auf, daß man glauben könnte es mit Fasern zu tun zu haben; hierdurch wird ein ganz abnormes Verhältnis zwischen Plasma und Hartteilen (Membran) zugunsten dieser bedingt.

Die Zellen bilden nun — nicht wie SERRI und andre meinen, Papillen (*»una serie di papille più o meno irregolari e sporgenti«*), sondern zirkulär verlaufende Wälle. Querschnitte durch diese Wälle (mediane Längsschnitte durch den Darm) zeigen folgende Anordnung Fig. 9: In der Mitte, gleichsam wie eine Säule, die basalen Teile der Zellen. Hier sieht man fast nur die Linien der Membranen und man würde vergessen, daß man Zellen vor sich hat, wären nicht die länglichen Kerne zwar sehr schmal — wie natürlich — so doch wohl entwickelt. Da nach dem freien Ende zu die Zellen breiter werden, so erscheint der ganze Rand des Walles etwas weniger dicht von Linien durchzogen. Ebenso charakteristisch sind Querschnitte durch die Zellen (Flachschnitte durch das Epithel) besonders dann, wenn man auf die am Objektträger fixierten Schnitte Kalilauge oder Salpetersäure hat einwirken lassen. (Die Methode wird unten angegeben.) In der Mitte der Wälle winzige Ringe, am Rand etwas größere, beide mit starken Membranen. Zur Charakterisierung mag genügen, daß es einer Vergrößerung von 400—500 bedarf, um sie deutlich unterscheiden zu können.

Über die protoplasmatischen Bestandteile vermag ich kaum etwas anzugeben: Vacuolisierung scheint leicht angedeutet zu sein, doch kann es sich auch um entsprechende Undulierung der Membran handeln. Ähnliche Verhältnisse werden uns noch zu beschäftigen haben.

Eigentümlich ist das freie Ende dieser Zellen gestaltet. Ich darf sagen, daß es keulenförmig erweitert ist, wenn man das Wort *»keulenförmig«* cum grano salis verstehen, d. h. nicht vergessen will, daß die Auftreibung eine sehr geringfügige ist. Bei mitteldicken Schnitten erhält man nun den Eindruck, als sei eine ziemlich breite, eben von den *»keulenförmigen Erweiterungen«* gebildete Randzone obiger Wälle als stärker gefärbt nachzuweisen. Derartige Randzonen

werden uns weiter unten noch zu beschäftigen haben. Ich will hier gleich bemerken, daß ich absichtlich vermeide auf die protoplasmatischen Bestandteile derselben einzugehen, da man in diesen bei »Wimperzellen« (und mit solchen, denke ich, nicht mit »Stäbchenzellen« haben wir es zu tun) Feinheiten gefunden hat, die sich an meinen Präparaten schon der Konservierung wegen nie würden nachweisen lassen. Möglich, daß die »Basalkörperchen« der Wimpern zum Teil an der dunkleren Färbung beteiligt sind; meine Beschreibung hier wie weiter unten berücksichtigt nur die cuticulare Substanz, welche so Cuticula wie Membran bildet, eine Tatsache, welche ich an Präparaten habe nachweisen können, die mit Säure oder Alkali in weiter unten darzutuender Weise behandelt worden waren. Wie schon angedeutet, läßt sich Cuticula und Membran bei den Darmzellen nachweisen, auch hebt sich die Cuticula leicht ab, doch scheinen in der Norm beide Gebilde, häufig unter Zwickelbildung, ineinander überzugehen. Derjenige Teil der Membran, der das freie Ende der Zelle umkleidet, zeigt innerhalb der starkgefärbten Zone nicht nur eine Verdickung, sondern auch eine stärkere Färbung, genau wie die eigentliche Cuticula¹. Die Bedeutung aller dieser Umbildungen dürfte klar sein: die kapselförmige Verdickung des freien Endes der Zellen mitsamt der Cuticula schützt jene vor Verletzung und hindert nebenbei ganz oder teilweise die Resorption; der ganze Bau der Zellen, und damit auch der Wälle, läßt diese geeignet erscheinen Bestandteile einer Presse in der dargetanen Weise zu sein. Daß diese zirkulär verlaufenden Wälle, welche die ganze Oberfläche des Darmes gerillt erscheinen lassen, und welche sich — ohne zu konvergieren — doch größtenteils durch die großen trichterförmigen Ansätze der Schläuche ziehen, daß, sage ich, diese Wälle bei der Funktion des Abpressens ihre Bedeutung haben, ist ja auch unschwer einzusehen.

Ob das Hauptdarmepithel alle seine Funktionen eingeübt hat, scheint mir sehr fraglich, doch habe ich diese Verhältnisse nicht untersucht. Es sei darauf hingewiesen, daß eine nicht allzugroße Anzahl der Zellen im Kopfteile winzige Kügelchen enthalten, die von den verschiedenen zur Mikrotechnik notwendigen Flüssigkeiten nicht gelöst werden, und die Farbstoffe wie Hämatoxylin und Säurefuchsin (VAN GIESONSche Färbung) begierig annehmen. Möglicherweise

¹ Mit der Schlußleiste der Cytologen haben diese verdickten Gebilde sicher nichts zu tun, da es sich zeigen läßt, daß sie kontinuierlich in den Rest der Zellmembran übergehen.

fällt ja den Darmzellen die Aufgabe zu, die erwähnte Schleimhülle um den Kot zu bilden.

II. Der Filterapparat.

Daß die Schläuche durch eine Filtervorrichtung gegen alle größeren Eindringlinge geschützt sind, habe ich schon angedeutet. In diesem Kapitel sei es meine Aufgabe eben diese Vorrichtung zu beschreiben.

Der oben erwähnte trichterförmige Ansatz der Cocca führt durch einen kurzen Hals in eine ziemlich große Ampulle, welche den zu besprechenden Apparat birgt. Ehe wir uns diesem zuwenden, haben wir einige Angaben aus der Literatur kennen zu lernen:

MALARD 1891 (11) widmet dieser Ampulle eine, dem Umfange nach recht bescheidene »Note«, deren Inhalt ich nach DARBOUX und SETTI wiedergeben muß, da die betreffende Zeitschrift mir nicht zugänglich ist.

Um daher nicht meinerseits Subjektives in die Darstellung von MALARD zu bringen, lasse ich kurzerhand den Passus aus DARBOUX' Arbeit folgen, in welchem dieser zugleich Stellung gegenüber der Ansicht MALARDS nimmt: »MALARD dit que, chez *Aphrodite aculeata* L., il existe à l'entrée de chaque cœcum deux noyaux pseudocartilagineux, cordiformes et aplatis, réunis entre eux par des fibres musculaires, comme les valves d'un soufflet le sont par le cuir; la contraction de ces fibres, en comprimant l'un contre l'autre les deux noyaux oblitérerait l'ouverture. J'ai pu — fährt DARBOUX fort — vérifier l'existence de cette disposition anatomique; mais j'ajouterai que les deux 'noyaux pseudocartilagineux' sont formés chacun par un épaississement de l'épithélium; la partie épaissie présente d'ailleurs ce caractère d'être formée de cellules très petites, très serrées, ce qui donne à l'ensemble un aspect particulièrement dense« (S. 220—221). Auch der oben erwähnte Hals kann als Sphincter dienen, eine Funktion, zu der ihn seine Muskulatur befähigt¹. Figuren finden sich weder bei MALARD noch bei DARBOUX. Anders bei SETTI, der denn auch MALARD energisch entgegentritt: Was dieser Autor als »noyaux pseudocartilagineux« anspricht, ist eine belanglose Epithelverdickung (vgl. seine Fig. 19 und 20). Jedenfalls sind es keine Platten, die bei Zusammenschluß als Sphincter dienen können.

¹ Hierhin auch DE QUATREFAGES Hist. nat. Annelés marins et d'eau douce Anélides et Géphyriens. Paris 1865. (Nach DARBOUX.)

Als solchen sieht SERTI den muskulösen Hals an, den er in Fig. 20 geschlossen abbildet.

Darf ich mir nun wieder die Diskussion erlauben! Lassen wir die Frage einmal unerörtert, ob ein Drüsenausgang — als solchen sehen die erstgenannten Autoren das Gebilde ja an — ob, sage ich, ein Drüsenausgang eines Sphincters bedarf. Wichtiger dürfte die Entscheidung sein, ob die beschriebene Vorrichtung die Funktion eines solchen wirklich leisten kann. Ich glaube es genügt auf meine Fig. 5 und 6, ferner auf die Darstellung der wirklichen Funktion des in der Ampulle untergebrachten Apparates zu verweisen, um die Haltlosigkeit der MALARDSchen Ansicht zu zeigen. Ich habe eine sehr große Anzahl solcher Ampullen in den drei üblichen Richtungen in möglichst reiner Orientierung geschnitten, und alles mit Prisma gezeichnet. Abgesehen davon, daß die gehöhlten Platten sich zu einem Verschuß nicht eignen, sind sie auch niemals verschlossen, wobei nicht zu vergessen ist, daß die konservierenden Lösungen stets eine maximale Kontraktion der Muskulatur bedingen. Auch läßt sich — besonders bei den Karmintieren — leicht zeigen, daß die wohl stets bei Sublimatfixierung vorhandene Schrumpfung uns keineswegs eine Passage vortäuscht, wo in Wirklichkeit keine ist. Das wird wohl auch für den Hals gelten, den ich stets offen gefunden habe. Kurz, ich glaube, der Schlauch ist nicht in der Art verschließbar, daß seine Sekrete zurückgehalten werden können. SERTIs Fig. 20 ist wahrscheinlich ein seitlicher Schnitt, auch ist, wie wir sehen werden, die Orientierung keine glückliche.

Ich lasse nun meine eignen Resultate folgen: Auch in ihrem Aufbau verraten die Schläuche — die Ampullen inbegriffen —, daß sie Abkömmlinge des Darmes sind (vgl. die Autoren). Sie tragen, abgesehen von dem feinen peritonealen Häutchen, eine longitudinale, eine zirkuläre Muskelschicht, eine Schicht dicken Bindegewebes mit deutlich zirkulärer Faserung; dann kommt das (entodermale) Mitteldarmepithel. Dieses ist nun in den Ampullen dergestalt verdickt, daß es den Hohlraum fast vollständig ausfüllt, und zwar in Form zweier dicker herzförmiger Platten, die zwischen sich einen Spalt freilassen. Verbunden sind die Platten durch einen Teil des Schlauches, an dem das Epithel keinerlei Verdickung erfahren hat, ganz in der Art, wie MALARD es beschreibt. Wir können uns eigentlich die Ampulle ausgefüllt denken von einem kugelig bis herzförmigen Körper, dessen Spitze (Apex) frei in den Schlauch ragt, dessen beide Atrien den »Hals« oben und unten umgreifen (Fig. 2) und der durch einen

engen aber breiten Spalt in zwei Halbtteile — die beiden Platten — geteilt wird. Der Spalt verläuft seiner Breite nach parallel der Querschnittebene des Tieres. Die einander zugekehrten Flächen der Platten sind nun — wie angedeutet — durchaus nicht eben, sondern löffelförmig ausgehöhlt, so also, daß die ziemlich scharfen Ränder der beiden Löffel aufeinander passen; während also zwischen beiden Platten ziemlich viel Raum sich befindet, zu dem der Zugang aus dem Darm ein ungehinderter ist (Fig. 6), lassen die beschriebenen Ränder oder Kanten nur eine ganz schmale Passage frei, die noch dergestalt mit »Haaren« besetzt ist, daß wirklich nur die feinst verteilte Substanz aus dem »Filterraume« in den Schlauch treten kann. Diese Verhältnisse mag Fig. 6 veranschaulichen, die einem »Horizontalschnitt« entnommen ist. Daß auch an den Seiten die »Filterplatten« jene Beschaffenheit der Ränder aufweisen, zeigen die Querschnitte durch den Apparat (sagittal zum Tier), Fig. 4 und 5. Die im Hauptteil durchaus getrennten Filterplatten sind in den »Atrien« zu zwei Hörnern vereint, deren Lumen, sonst nach allen Seiten geschlossen, nur mit dem Filterraume kommuniziert. Hier sind also die beiden Platten unter sich an den Rändern vereint, jede Platte für sich aber durch den »Hals« in zwei Hälften getrennt (Fig. 2). Wo der »Hals« aufhört vereinigen sich die zusammengehörigen Plattenhälften, während sich die beiden nunmehrigen Filterplatten voneinander trennen. Der Filterraum ist zuerst kreuzförmig (Fig. 3, SERRI Fig. 19), um dann endlich die beschriebene und abgebildete Gestalt da anzunehmen, wo der ganze Apparat frei in den Schlauch ragt, und zum Filtrieren dient. Ob die eigentümlich oben dargetane Gestalt der Atrien noch eine andre Bedeutung hat, als die, das ganze Gebilde fest mit dem Hals zu verbinden, vermag ich nicht anzugeben. Im kreuzförmigen Teil des Filterraumes findet — so lehren meine »Karmintiere« —, eine derartig innige Berührung zwischen der Nahrung und den »behaarten« Wänden der Platten statt, daß ein wesentlicher Anteil an der Säuberung diesem Abschnitte des Apparates zufällt. Andre Einzelheiten der Form darf ich mir wohl — als mit der Funktion nicht in Zusammenhang zu bringen — schenken. — Besonderes Interesse bietet die Histologie dieses Gebildes. Daß wir es hier wiederum mit eigentümlich umgebildeten Mitteldarmzellen zu tun haben, hörten wir schon, als wir die Täuschung kennen lernten, deren Opfer MALARD wurde, dessen Irrtum von DARBOUX und SERRI bereits richtig gestellt ist: Kein falscher Knorpel, sondern dicht stehende Mitteldarmzellen, und ich füge hinzu, umgebildete Mitteldarmzellen.

Umgebildet müssen sie ja sein: Jene »Filterkanten« aus gewöhnlichen Mitteldarmzellen würden nicht nur verletzt werden, sondern sie würden auch vor den andringenden Nahrungsmassen ausweichen, und alle Schädlinge in die Schläuche gelangen lassen. Die Umwandlungsfähigkeit der Entodermzellen unsres Tieres haben wir schon kennen gelernt, als wir den Bau des Darmes besprachen; hier liegen die Verhältnisse insofern anders, als es gilt nicht nur ein unverletzliches, sondern ein starres Gebilde darzustellen. Fig. 7 stellt ein Stück aus demjenigen Schnitt dar, den Fig. 6 in toto wiedergiebt. Alle Konturen wurden hier mit dem Prisma gezeichnet, während die histologischen Details in Fig. 2—6 schematisiert sind. Ehe wir zur Beschreibung der eigentlichen Zellen übergehen, haben wir uns diejenigen Cuticulargebilde zu betrachten, mit welchen sie gegen den Filterraum zu abschließen. An dicken, stark gefärbten Schnitten sieht man auch hier (wie bei den Darmzellen) eine breite dunkle Zone, darüber die hellere äußere Cuticula, welche die Haare trägt. Diese dunkle Zone unter der Cuticula löst sich nun, wenn man bei dünnen gut gefärbten Schnitten starke Vergrößerung anwendet, in eine Reihe von gleichschenkeligen ziemlich hohen Dreiecken auf, deren Spitze nach der Basis der Zellen zu gerichtet ist. Diese Dreiecke sind andern Autoren, so scheint es, auch aufgefallen. So sagt z. B. SETTI S. 319: »Indipendentemente della grande altezza, le cellule di questo epitelio sono molto caratteristiche, per il singolare aspetto della loro estremità libera, che presentasi piatta, più granulosa del resto ed estremamente dilatata.« Kein Zweifel, dieser Autor hat jene Dreiecke gesehen und für das etwas konisch verbreiterte Ende der Zelle gehalten. Der stark gefärbte Inhalt aber stellt nichts dar, als ein besonders granuliertes Plasma. Da mich diese Gebilde besonders interessierten — schienen sie doch eine Anpassung der Zelle an ihre passive Funktion zu sein — so habe ich denselben einige Aufmerksamkeit gewidmet. Einige klare Stellen in normalen Präparaten, d. h. Stellen, an denen die in Betracht kommenden Zellen ziemlich groß waren, machten es mir wahrscheinlich, daß jene Dreiecke nichts andres waren als eine Verbreiterung der Membranen. Nebenbei sei erwähnt, daß Fig. 7 eine solche »klare« Stelle wiedergiebt, an andern Orten sind die Zellen etwas schmaler.

Um Gewißheit über dieses und andre hierhin gehörige Probleme zu schaffen, habe ich eine ganze Reihe von Schnitten der Wirkung starker plasmalösender Mittel ausgesetzt. Daß etwa Pepsin-Salzsäure hierzu nicht ausreicht, ist bekannt. So wählte ich denn verdünnte

Kalilauge und Salpetersäure zu 65⁰/₀. Die an Objektträger in üblicher Weise, natürlich ohne Eiweiß, befestigten Schnitte werden etwa eine Stunde lang im Thermostaten bei 52° in den Flüssigkeiten belassen. (Unter einer Anzahl andrer Verfahren, die ich versucht habe, hat sich dieses als das beste ergeben.) Nachfärbung erfolgt je nach Bedarf. Es ergab sich nun mit aller Bestimmtheit, daß die Dreiecke eine geschichtete oder aber faserige¹ Verdickung der Zellmembran darstellen, deren Gesamtform man ohne weiteres sich wird rekonstruieren können. An der Basis berühren sich die »Dreiecke« und bilden so eine Art cuticularer Verschlußplatte, auf welcher die Cuticula mit den Haaren aufsitzt. Diese letzteren mögen embryologisch nichts andres sein als protoplasmatische Flimmern, beim ausgewachsenen Tiere aber sind es starke Haare aus cuticularer Substanz, die Säure und Alkali trotzen. Ich wiederhole: Daß es sich hier wirklich um cuticulare Gebilde, und nicht um die übliche konische Verbreiterung einer Zelle handelt, beweist einmal die Resistenz gegen Säure und Alkali, dann aber habe ich mich ganz sicher vom Übergange der »Dreiecks«-Spitze in je eine der Linien überzeugt, welche den angeschnittenen Membranen entsprechen. Bezüglich etwaiger cytologischer Feinheiten gilt ja auch hier das gelegentlich der Besprechung des Darmepithels Gesagte. — Im Prinzip kann zwischen der Verdickung am Kopfe dieser Filterplattenzellen und jener bei den Darmzellen (speziell den Zwickeln s. o.) kein Unterschied sein, nur finden wir sie hier viel extremer ausgebildet. Charakteristisch ist für beide das ausgesprochene färberische Verhalten. Im »Hals« der Schläuche finden sich übrigens alle Übergänge von der Verdickung der Filterplattenzelle bis zu derjenigen der Darmzelle. Fig. 6 deutet dies im Schema an.

Doch nun zu den Zellen selbst: Der obere Teil des wiederum vollständig mit starker Membran versehenen Zellkörpers unterscheidet sich — abgesehen von seinem größeren Kaliber — nicht allzu wesentlich von den Hauptdarmzellen. Die in der Figur als Querleisten erscheinenden Gebilde besprechen wir zugleich mit dem Bau des basalen Teils der Zellen. Der diesem entsprechende Teil des Schnittes könnte nämlich — wie die Figuren zeigen — recht gut einen Querschnitt durch Pflanzengewebe oder durch die Chorda eines Wirbeltierembryos vortäuschen. Kann es sich hier nun um quergetroffene Zellgebilde handeln? Nein! Das lehren Serienschnitte. Quer werden die Zellen getroffen, wenn man den Darm mit seinen Anhängen

¹ Basalteile der Wimpern?

quer zur Richtung der Hauptachse des Tieres schneidet. Ein sich Verflechten der Zellen, so weit gehend, daß wir fast nur Querschnitte erhielten, ist auch ausgeschlossen, schon weil die Zellkerne überall in gleicher Höhe liegen (vgl. die Figuren, auch SETTI Fig. 19).

Es stellen alle jene Gebilde im optischen Schnitte lange Zellen mit geschlängelten Wänden dar. Die Trabekeln, die wir sehen, sind nichts als die Scheitel der Wellen, welche so gut wie die (für uns) seitlich — auch die oben und unten liegenden Wände bilden. Die Scheitel, sage ich, aber natürlich auch die Schnittlinien, die entstehen, wenn derartige Wellen vom Messer getroffen worden sind. Von der Richtigkeit des im vorstehenden Gesagten habe ich mich am besten bei Untersuchung unter Ölimmersion überzeugt, da man nur bei Anwendung solcher Systeme mit Sicherheit die Form der ganzen Welle verfolgen kann. Es stellt also dieser Teil der Zelle keinen einfachen Zylinder dar, sondern der Länge nach aneinander gereihte blasenförmige Erweiterungen; diese Zellen aber, zu einem Gewebe vereint, bilden ein kompliziertes Gerüst von starken cuticularen — Säure und Alkali trotzend — Membranen, ein Gerüst, das bei ausgesprochener Plasmaarmut zwar sehr geeignet ist die Funktion eines Hartgebildes zu leisten, das aber an alles eher denken läßt als an entodermale Mitteldarmzellen. Beiläufig erwähnt sei, daß die Kerne wohl entwickelt sind.

Eigentümlich ist auch der Übergang dieser Gebilde in die Darmzellen, den ich schematisiert in Fig. 6 darstelle: Das Kaliber der Zellen wird enger, ihre Wände glatter, ihr Inhalt plasmareicher. Die entsprechenden Verhältnisse auf das freie Ende der Zellen bezogen, hatten wir zu besprechen bereits Gelegenheit. Dieser kontinuierliche Übergang, der seine Wiederholung nach dem Schlauche zu findet, bietet neben dem Gesamtbau der Ampulle einen weiteren Beleg dafür, daß wir es hier in der Tat mit umgebildeten Mitteldarmzellen zu tun haben, eine Tatsache, die mir besonderes Interesse zu haben scheint.

III. Die physiologische Histologie der Darmcoeca.

Das Schlauchepithel beginnt eigentlich schon zwischen den beiden Filterplatten. Allein hier, sowie überhaupt im Bereiche des Filterapparates, zeigt es einen durchaus rückgebildeten, faserigen Charakter. Dicht hinter den apicalen Spitzen jenes Apparates übernimmt es so Form als Funktion der eigentlichen Mitteldarmzellen. Diese nun lassen, an schwach vergrößerten Längsschnitten durch ganze Schläuche,

eine eigentümliche Anordnung erkennen: Fast überall da, wo der Schlauch blasenförmige Auftreibung zeigt, ist das Epithel ganz außerordentlich niedrig; nur in einzelnen Protuberanzen, an typhlosolischen Stellen, ferner meist überall da, wo der Schlauch ein enges Kaliber aufweist, sind die Zellen hoch, und zeigen — nur da — jene bekannte charakteristische Keulenform. Dem Gesagten zufolge herrscht in den dorsalen Verzweigungen der hohe Zellentypus vor, da jene hauptsächlich englumig sind. Mit dem großen äußeren Habitusunterschied der Zellen geht keine entsprechende Verschiedenheit bezüglich ihres feineren Baues sowie ihrer Funktion Hand in Hand. Möglicherweise stellen die flachen Zellen eine Abänderung der keulenförmigen dar, bedingt durch die Dehnung der Wand. In der Beschreibung wollen wir uns auf die typischen Zellen beschränken.

Vorab aber müssen wir uns vergegenwärtigen, was in physiologisch-histologischer Beziehung von diesen Gebilden bekannt ist. Vor allem sind es DARBOUX und SERRI, die eine genauere Darstellung der Verhältnisse geben, welche uns hier interessieren.

SERRI gibt auf S. 320 Abs. 2 und 3 eine recht kurze Darstellung der Verhältnisse, seine Abbildung Fig. 21 ist ziemlich schematisiert. Abgesehen davon, daß er von der Topographie des Epithels keine Notiz nimmt, beschreibt er eigentlich nur zwei Zellarten: Drüsenzellen, die — nach der Figur — an der Basis breiter sind als am freien Ende, fein granuliert Keulenzellen, deren Funktion nicht diskutiert wird. Als dritte Form gibt er »cellule di rimpiazzo« an, die, kürzer als die andern (es sind eben junge Zellen), das Schlauchlumen nicht erreichen. Es wird jedoch nicht gezeigt, daß es sich hier nicht um die Basis schräg durchschnittener gewöhnlicher Zellen handelt; diese letzteren sollen uns nicht beschäftigen.

Wesentlich genauer sind die Angaben von DARBOUX, der sich auch eingehend experimentell mit der physiologischen Bedeutung der in Frage kommenden Gebilde beschäftigt hat.

Wir erinnern uns der Kritik DARBOUX' an HASWELL'S Behauptung, es weise der ventrale Teil des Schlauches den Bau des Darmes auf und sei zum Resorbieren, der dorsale Teil aber drüsige Beschaffenheit und sei zum Secernieren bestimmt. Dieser Meinung also war DARBOUX entgegengetreten, und mit Recht, im Prinzip unterscheiden sich beide Teile der Darmanhänge nicht, alle zelligen Elemente finden sich in beiden. Es gibt nun nach DARBOUX drei Arten solcher Zellen:

1) Exkretionszellen (DARBOUX Fig. 75): Kleiner, nahe der

Basis im dichten Plasma gelegener Kern; nach oben zu beginnt Vacuolisierung; am freien Ende viele Vacuolen mit farbloser Flüssigkeit und gelblichen Konkretionen. Stets ist eine stärker entwickelte Vacuole mit enormer Anhäufung von Konkrementen vorhanden.

2) Sekretionszellen (Fig. 76). Es sind niemals Vacuolen, dagegen Tropfen vorhanden, die im frischen Zustande hyalin, im konservierten färbbar sind. Das färberische Verhalten, z. B. lebhaft rot mit Eosin, macht es wahrscheinlich, daß wir es hier mit Fermenttropfen zu tun haben.

3) Undifferenzierte Zellen, das sind kleine, mit dichtem nicht vacuolisiertem Plasma versehene Zellen, die als Jugendformen zu den beiden andern Typen anzusehen sind (im Gegensatz zu SETTI aber, in der Figur das Lumen erreichen).

Die topographische Anordnung aller dieser Gebilde wird etwa in der gleichen Weise beschrieben, wie wir dieselbe oben kennen gelernt haben. — Fast nie finden sich an ein und derselben Stelle Exkretions- und Sekretionszellen zusammen; in den dorsalen Ramiifikationen sind in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle, in den einzelnen blinden Ästen entweder nur Exkretions- oder nur Fermentzellen anzutreffen; erstere überwiegen aber, im ganzen genommen, stets (S. 225).

Die keulenförmige Auftreibung der Exkretionszellen wird abgeschnürt und dem Darmlumen übergeben, ein Vorgang, der bei den Fermentzellen nicht konstatiert werden konnte. Übergehen wir alles nicht auf unser Objekt Bezogenes, so haben wir uns nunmehr der Funktion dieser Zellen zuzuwenden, die DARBOUX ja schon im Namen derselben angedeutet hat. Über Ferment- und indifferentierte Zellen ist weiter nichts zu sagen, wohl aber über die Exkretionszellen: DARBOUX ist nicht der erste, der den Blindschläuchen eine exkretive Funktion zuschreibt.

CLAPARÈDE (12) und EISIG (9) beobachteten die bereits erwähnten Konkretionen, die mit den »Nephridium-Konkretionen gewisser Capitelliden große (Habitus-) Übereinstimmung zeigen« (EISIG, l. c. S. 748).

DARBOUX aber ist jedenfalls der erste, der dieser wichtigen Frage experimentell näher getreten ist (S. 229 ff.). Seinen Versuch, die Verhältnisse bei *Aphrodite* mit demjenigen zu vergleichen, was ihm die Literatur über Entsprechendes an Schnecken bietet, darf ich wohl übergehen, weil er dabei die neueste und wohl grundlegende Arbeit von BIEDERMANN und MORITZ (1) 1899 übersehen hat. Z-

In Versuchen verwendet unser Autor zunächst die Methode der »physiologischen Injektion« (KOWALEWSKI). Von den Farbstoffen, die in die Leibeshöhle gespritzt werden, scheiden die Schläuche folgende: Indigokarmin, Säurefuchsin, Bismarckbraun, Safranin und Methyl-; ammoniakalisches Karmin, Lackmustinktur hingegen nicht. An Präparaten konnte gezeigt werden, daß die Vacuolen der Exkretionszellen die Farbstoffe enthielten.

Ferner wurde im Inhalte der Coeca Harnsäure oder Urate nachgewiesen, auf Schnitten aber, in den Vacuolen der Exkretionszellen orthorhombische Prismen von Harnstoff erzeugt (S. 232). Soweit DARBOUX' Darstellung.

Daß ich mich mit diesem Autor schon insofern im Gegensatz befinde, als ich den Standpunkt der Resorption seitens der Blindschläuche vertrete, habe ich schon dargetan. So erwuchs mir denn die Aufgabe, die gesamte physiologische Histologie dieser Gebilde nachzuprüfen, wobei ich — auch abgesehen von dem oben Gesagten — nicht ganz in Übereinstimmung mit DARBOUX habe bleiben können. Man gestatte mir im folgenden die Beschreibung; ich will aber vorab erwähnen, daß ich nicht gewagt haben würde, einer an frischem Material gemachten Untersuchung mit meinen, konservierten Tieren entnommenen Präparaten entgegenzutreten, könnte ich nicht die Bestätigung meiner Meinung an einer ganzen Reihe von Schnittserien vorzüglicher Konservierung finden. Daß ich mich oft mit Wahrscheinlichkeit begnügen muß, bleibt mir bewußt, auch wenn ich nicht stets den Leser mit Ausdrücken der Vorsicht ermüde.

1) Die Resorption. Meine Methode habe ich beschrieben. Meines Wissens wurde die Anwendung von Eisenpräparaten zur Injektion zuerst von KOWALEWSKI empfohlen. Neuerdings wurden an dem Verfahren wesentliche Verbesserungen angebracht, besonders die Beimischung von Schwefelammon zur Fixierungsflüssigkeit. (Der Name des Autors ist mir entfallen.) Ich habe seinerzeit noch Sublimatalkohol zum Fixieren der Gewebe und zum Füllen des Ferrum oxydatum saccharatum anwenden müssen, was zur Folge hatte, daß meine »Eisenpräparate« keine durchaus befriedigende Konservierung zeigten. Dadurch war die Lösung der Frage, welche Zellen der Resorption dienen, wesentlich erschwert; hierzu kommt, daß Farbstoffe, wie Hämatoxylin DELAFIELD, die mir so vortreffliche Dienste — im Gegensatze zu Karmin — leisteten, nur äußerst vorsichtig und mit starker Eosinnachfärbung angewandt werden durften, um die blauen

Vacuolen nicht zu verdecken. Über den Ort der Resorption ver^{ten} ich auf Grund zahlreicher Präparate folgendes auszusagen:

a. Sowohl dorsaler als ventraler Teil des Schlauches resorbiert.

b. Diejenige Zellenart, die ihrem Habitus nach mit DARBOUX' »undifferenzierten Zellen« in etwa übereinstimmt, fand sich fast ausnahmslos mit »Eisenvacuolen« angefüllt, und das sowohl in Protuberanzen, wo derartige Zellen selten sind, als in den mehr oder weniger flachen Stellen des Epithels. Diese Zellen (Fig. 8 R) in den Protuberanzen niedriger als die beiden andern Zellarten, nicht so sehr keulenförmig verbreitert, weisen in ihrem dichten Protoplasma eine feine Vacuolisierung auf. Sie sind, wie alle Mitteldarmzellen von *Aphrodite* ganz mit einer feinen Membran bekleidet, allein eine Verdickung, wie wir sie bei den Hauptdarm- und Filterplattenzellen kennen gelernt haben, fehlt hier, wie bei allen Elementen der Coeca.

In den »Fermentzellen« habe ich nie Eisen nachweisen können, ebensowenig in den Köpfen der »Exkretionszellen«, während über den Fuß dieser letzteren nichts ganz Bestimmtes ausgesagt werden kann; selten kann man einen Fuß mit Sicherheit bis zum Kopf verfolgen, auch sind die »Exkretionszellen« von den Resorptionszellen in der Basalgegend nicht zu unterscheiden. Allein Stellen mit zahlreichen »Exkretionszellen« zeigen auch in der Basalgegend wenig Eisen; es wäre ferner nicht wahrscheinlich, daß dieses sich nur im basalen Teile sollte finden lassen, im Kopfe niemals, und ich glaube nicht fehl zu gehen, wenn ich die »undifferenzierten Zellen« mit dem Namen Resorptionszellen belege.

Stets findet sich nach stattgehabter Resorption (etwa nach zweimal 24 Stunden) Eisen zwischen der Muskulatur der Coeca (zwischen der des Hauptdarmes nicht). Möglicherweise zeigt uns dieses den Weg an, auf dem es in die »Hämolymphe« gelangt.

2) Die Ferment- und Exkretionszellen. Ich muß vorab DARBOUX' Angabe entgegentreten, als kämen beide Zellarten fast nie zusammen auf der gleichen Protuberanz vor. Meine Präparate zeigen überaus zahlreiche Stellen, wo dies wohl der Fall ist. Auch kann ich mich nicht ganz mit der Beschreibung und Abbildung jener Gebilde einverstanden erklären.

Ich finde zwei entsprechende Zellarten, wenn ich mich auf die reinen Typen beschränke.

a. Mitteldarme keulenförmige Zellen (die Resorptionszellen nenne

»klein«), die fast nie, wie DARBOUX in Fig. 76 darstellt, einzelne Tropfen, sondern traubenartig dicht aneinander gedrängte Tropfen enthalten (vgl. auch SETTI Fig. 21). Der, allerdings oftmals scheidene Rest Plasma, läßt Vacuolisierung nachweisen.

Sind die Tropfen nun wirklich ursprünglich flüssig? Freilich t mir zur Beantwortung dieser Frage frisches Material, allein entweder müßten sie flüssig sein und bleiben, und würden dann von Wasser, Alkohol oder Xylol aufgenommen werden und verschwinden, oder aber es sind Produkte einer durch die Konservierung herbeigeführten Gerinnung, dann müßten sie eine entsprechende Struktur aufweisen; dem ist aber nicht so: es sind homogene kompakte Körper, die sich mit den meisten Farbstoffen stark färben, Hämatoxylin oder Eosin, je nachdem mit diesem oder jenem Farbstoff am stärksten gefärbt wurde; ersteren scheinen sie jedoch vorzuziehen (ähnlich den beschriebenen Tropfen in den Darmzellen; diese nehmen übrigens bei Tinktion nach VAN GIESON mehr das Säurefuchsin, jene Fermenttropfen die Pikrinsäure an). Diese Gebilde — auf die ich weiter unten zurückkommen muß, haben sich als alkali- und säurebeständig erwiesen.

b. Die Exkretionszellen. Hat DARBOUX den Beweis der exkretiven Funktion dieser Zellen erbracht?

Bezüglich der »physiologischen Funktionen« muß ich gestehen, daß ich mich YVES DELAGE (C. R. Acad. Sc. T. 135, 1902, S. 936—937) in seiner Verurteilung dieser Methode voll und ganz anschließe.

Abgesehen davon, daß man bei gelösten, nicht fällbaren Farbstoffen, niemals einwandfrei den Beweis erbringen kann, daß diese oder jene Zellenart den Farbstoff aufgenommen hat, so ist und bleibt der Haupteinwand der, daß man in den Versuch neue, durchaus unergründete Verhältnisse eingetragen hat: die Beziehungen zwischen Plasma und Farbstoffen, deren Eigentümlichkeit durch das verschiedene Verhalten bei Anwendung verschiedener Farbstoffe, ganz besonders erhellt. Die Resorption ist an alle mögliche fremden Stoffe angepaßt, die Exkretion nicht. Daher denn auch Fütterung mit Farbstoffen stets eindentige Resultate gegeben haben. (GUÉNOT, BIEDERMANN und MORITZ u. a. Noch sicherer ist freilich die Anwendung des als Nahrungsmittel präparierten Ferrum oxyd. sacch., dessen Fixierbarkeit von unschätzbarem Werte ist¹.)

Mag man aber im übrigen über diese Injektionen denken wie man will; ganz zu verwerfen ist sie bei Prüfung von secernierenden

¹ Vgl. meine demnächst in PFLÜGERS Archiv Bd. CIV erscheinende Arbeit: Zur Frage nach der exkretiven Funktion der Leber von *Astacus fluviatilis*.

Organen auf ihre exkretive Funktion. Das heißt den *exkretiven* Zellen im allgemeinen die Fähigkeit a priori zuzusprechen, als könnten sie fremde gelöste Stoffe aus ihrem Sekret fernhalten. Leber das aber durchaus nicht immer der Fall ist, ist bekannt, und daß andererseits DARBOUX' »Exkretionszellen« in Wirklichkeit das Ferment secrete, hoffe ich noch zum mindesten wahrscheinlich zu machen. DARBOUX hat aber noch weiter: Tiere (andre Aphroditeen), denen er keine Injektion machen kann, setzt er in gefärbtes Wasser. Er meint, die Farbe werde im Darm resorbiert und in den Schläuchen excerniert — als ob da nicht der schönste Kreislauf entstünde — eine gekünstelte Interpretation gekünstelter Versuche. Die Nahrung gelangt auf dem geradesten Wege aus dem Darm in die Schläuche, ins Epithel, das zeigen meine Präparate makroskopisch, abgesehen davon, daß der Darm Eisen wenigstens gar nicht resorbiert hat. Und daß DARBOUX in allen Fällen, ob nach Fütterung oder nach Injektion, in den gleichen Zellen den Farbstoff hat finden können, beweist nur, daß man an Zupfpräparaten dergleichen nicht feststellen kann (vgl. DARBOUX S. 229).

Sehr instruktiv sind die chemischen Versuche von DARBOUX, die ich aus Mangel an frischem Material nicht habe nachprüfen können. Allein, ich denke, wir dürfen das Vorhandensein von Uraten im Sekret der Schläuche als bewiesen erachten, nicht aber damit deren Hauptfunktion als »Harndarm«. Wir dürfen die Milchdrüse nicht als Niere ansprechen, weil sich in der Frauenmilch Harnstoff nachweisen läßt¹. Die Urate sind möglicherweise nur bei der Sekretion mitgerissen, was, um so wahrscheinlicher wird, als sonst kaum ein — wenn ich so sagen darf — *circulus vitiosus* auszuschließen wäre: die gelösten Exkrete müßten stets wieder resorbiert werden. Was nun aber die Konkreme, oder richtiger, die gelben Körner betrifft, so ist folgendes zu sagen: Sie lassen sich in allen Zellgebilden nachweisen, die ich zu untersuchen Gelegenheit hatte, in den »Exkretionszellen« den Resorptionszellen, in den Fermentzellen, ja zwischen der subepithelialen Muskulatur! Mögen sie nun bestehen aus welcher Substanz sie wollen, keinesfalls geben sie uns das Recht einer bestimmten Zellart den Namen Exkretionszellen zu geben. Also, nach allem glaube ich, ist der Tatbestand, wie wir ihn vor allem DARBOUX' chemischen Untersuchungen verdanken, der: Es scheiden die Schläuche neben den Fermenten Produkte aus, die wir als N-haltige Endprodukte des Stoffwechsels aufzufassen haben; doch

¹ Vgl. v. SOXHLET, Kuhmilch als Säuglingsnahrung. Münchener med. Wochenschr. 50. Jahrg. S. 2051—2052.

dürftig klein«), diese Ausscheidung kaum als spezifische Aufgabe einer Zelle ansprechen. Es tut mir leid so viel Argumentation aufbringen zu müssen, allein, trotz Mangels an frischem Material mußte ich die in Frage stehenden Zellen vom Odium ihrer ausschließlichen exkretiven Funktion befreien, um ihnen den Platz anzudeuten, der ihnen nach meiner Ansicht gebührt, den der reifen Fermentzellen.

Zuerst ihre Diagnose: Es sind große, helle, reich vacuolisierte Zellen, die im keulenförmigen, über die Front der andern Zellen hervorragenden Kopfe einen Kranz von großen Vacuolen zeigen, in dessen Mitte gewöhnlich eine weitere Vacuole sich befindet, die sich in der Mehrzahl der Fälle an Größe von den andern nicht unterscheidet. Bei ganz reifen Zellen trifft man in der Regel an der Spitze eine ganz große Vacuole, wahrscheinlich ein Verschmelzungsprodukt von mehreren andern. Im Innern all dieser Gebilde befindet sich Gerinnsel und natürlich sind auch jene gelben Körner anzutreffen, welche in den »großen Vacuolen« durch die Gerinnung der sie umspülenden Flüssigkeit zusammengeballt sind. Die abgeschwärmten im Lumen der Coeca treibenden Blasen weisen den gleichen Habitus auf wie die keulenförmigen Auftreibungen der Zellen; »große Vacuolen« sind auch in ihnen ziemlich selten. So der Grundtypus (Fig. 8 S_6 und 7). Nun fällt es auf, daß Anordnung und Größe der Vacuolen bei etwas kleineren Zellen dieser Art (etwa die rechts von S_6 sich befindende) sich nicht wesentlich von Anordnung und Größe der Fermenttropfen unterscheidet. Ferner erinnere ich daran, daß man niemals ausgestoßene Fermentblasen unterscheiden kann. Daß in manchen Schläuchen der dorsalen Ramifikationen bei nicht gefütterten Tieren fast nur »Fermentzellen« gefunden werden, kann ich bestätigen; allein wie sind für DARBOUX die zahlreichen »Exkretballen« im Lumen zu erklären?

Die Wahrscheinlichkeit, die sich wohl von selbst aus den obigen Argumenten ergibt, wurde mir zur Gewißheit, als ich noch deutlichere Übergänge zwischen beiden Zelltypen fand (S_5). Solche Übergänge sind nicht allzu häufig, doch häufig genug um einen Zweifel auszuschließen; auch habe ich derartige Stellen unter Ölimmersion (ZEISS Apochr. 3 mm, Oc. 12) betrachtet, eine Vergrößerung, bei der wohl eine Verwechslung zweier übereinander liegender Zellen ausgeschlossen ist. Häufig genug findet man auch Zellen vom Typus derjenigen, die rechts von S_6 liegt, mit einigen wenigen ausgefüllten Vacuolen. Ehe ich nun den Vorgang der Fermentbildung, soweit er sich aus

Serienschnitten verschiedener Färbung usw. ergibt, beschreibe, muß ich noch eines dritten hierhin gehörigen Zelltypus gedenken, den ich — wieder auf Grund von guten Übergängen — als die Jugendform der Fermentzellen anspreche (S_1 und ${}_2$). S_1 ist die jüngste Form. Sie ist schmal und etwa von der Länge einer Resorptionszelle (an Serien wurde kontrolliert, daß es nicht nur Randschnitte größerer Zellen sind). Etwa $\frac{3}{4}$ des ganzen Gebildes, vom Kopf an gerechnet, ist mit einem körnigen, sehr dichten, unvacuolisierten, überaus stark (in gleicher Weise wie die »Tropfen«) sich färbenden Plasma angefüllt. Oft läßt sich eine Querkammerung nachweisen, doch kann diese von leichten Falten in der Zellmembran herrühren. Derartige Zellen an Stellen mit flachem Epithel haben SELENKA getäuscht (vgl. Fig. 8), der das allerdings einem dunkel gefärbten Kerne sehr ähnliche dichte Plasma als Kern abbildet. Wie DARBOUX denken kann, diese Kerne seien in Wirklichkeit Exkretballen gewesen, ist mir unverständlich: erstens habe ich nie solche große »Exkretballen« gesehen; DARBOUX, nach seinen Figuren, auch nicht. Zweitens zeigen die gelben Körner keinerlei ausgesprochenes färberisches Verhalten. Das Ganze ist einem Forscher, wie SELENKA, gegenüber, doch eine arge Zumutung (DARBOUX, S. 224).

S_2 zeigt den Übergang: nach der Basis zu gleiches Verhalten wie S_1 , nach dem Kopfe zu aber beginnt eine Differenzierung in »Fermenttropfen«.

Kurz, nach allem Gesagten haben wir uns den Vorgang der Sekretion wie folgt vorzustellen, einen Vorgang, an dessen Beschreibung ich bitten muß, das Hypothetische mit in den Kauf zu nehmen, bis es möglich sein wird, an frischem Material, auch durch Experiment, die letzten Beweise zu erbringen.

Aus einer ziemlich homogenen, dichten Masse in der jungen Fermentzelle differenzieren sich Kügelchen, die sich vornehmlich in dem sich keulenartig erweiternden Kopfe der Zelle ansammeln. Über ihren Aggregatzustand im Leben kann ich nichts sagen, als daß er mir aus oben dargetanen Gründen nicht flüssig zu sein scheint¹. Nun lösen sich die Kügelchen auf und es entstehen die Vacuolen, die das Ferment enthalten. Einzelne Tropfen können verschmelzen (»große Vacuolen«). Endlich werden die Köpfe der Zellen abgestoßen, das Ferment wird frei und gelangt in das Lumen erst der Coeca, dann des Darmes, wo es die Nahrung vorfindet und in bekannter

¹ Vgl. auch die entsprechenden Verhältnisse bei *Astacus*.

Weise chemisch verändert. Überblicken wir nun zum Schluß noch einmal den Weg, den diese Nahrung zurückzulegen hat: Im Darm, mit seinen eigentümlich cuticularisierten, behaarten Zellen, kann, wenn überhaupt, nur ein verschwindender Teil der Resorption stattfinden. Der Darm dient vor allem als Presse, der alle gelöste und fein verteilte Nahrung von den Rückständen abdrückt, so daß alle Substanz, welche die 18 Paar jener eigentümlich gestalteten und vielleicht noch eigentümlicher histologisch aufgebauten Filterapparate hat durchsetzen können, als feines, mechanisch unschädliches Filtrat, freilich nicht ohne körnige Elemente (Karmin) in den dorsalen und ventralen Teil der Coeca gelangt und daselbst von den »Resorptionszellen« aufgenommen und in die Hämolymphe befördert wird. Die Preßrückstände werden in Gestalt einer festen Wurst — mit Schleim umgeben — unschädlich ausgestoßen.

Der ganze Apparat ist also eine Anpassung an die mit Hartteilen durchsetzte Nahrung, eine Anpassung, bei der secernierende und resorbierende Elemente aus dem Bereiche eben jener Hartteile entrückt sind, ähnlich wie ich es für *Astacus* habe zeigen können (2). Auf das besondere Interesse, welche diese physiologische Analogie bei so heterogen aufgebauten und gestalteten Apparaten, wie wir sie bei *Astacus* und *Aphrodite* finden, verdient, habe ich bereits andern Orts aufmerksam zu machen mir erlaubt (3).

Zürich, März 1904.

Literatur.

1. BIEDERMANN u. MORITZ, 1899, Beiträge zur vergleichenden Physiologie der Verdauung. III. Über die Funktion der sogenannten »Leber« der Mollusken. PFLÜGERS Arch. Bd. LXXV.
2. H. JORDAN, 1904, Beiträge zur vergleichenden Physiologie der Verdauung. IV. Die Verdauung und der Verdauungsapparat des Flußkrebsses (*Astacus fluviatilis*). PFLÜGERS Arch. Bd. CI. S. 263—310.
3. — 1904, Zur physiologischen Morphologie der Verdauung bei zwei Evertrebraten. Biol. Zentralbl. Bd. XXIV. S. 321—332.
4. GASTON DARBOUX, 1900, Recherches sur les Aphroditiens. Bull. scient. France Belgique. T. XXXIII. p. 1—274.
- 4a. — 1899, Sur le rôle physiologique des cœcums intestinaux des Aphroditiens (Annélides polychètes errants). Bull. Soc. Étude Sc. nat. Nîmes. T. XXVII. p. 53—58.
5. ERNESTO SETTI, 1900, L'apparechio digerente dell' *Aphrodite aculeata* L. Ric. Lab. Anat. Roma. Vol. VII. p. 297—326.

- *6. P. S. PALLAS, 1766, *Miscellanea zoologica*. Hagae comitum.
- 7. E. SELENKA, 1873, Das Gefäßsystem der Aphrodite aculeata L. *Niederl. Arch. Zool.* Bd. II. S. 33—47.
- *8. W. A. HASWELL, 1883, A Monograph of the Australian Aphroditea. *Proc. Linn. Soc. N. S. Wales.* Vol. VII. p. 250—299.
- 9. H. EISIG, 1887, Monographie der Capitelliden des Golfes von Neapel. *Fauna und Flora des Golfes von Neapel.* Nr. 16.
- 10. KRUKENBERG, 1882. Über die Enzymbildung in der Geweben und Gefäßen der Evertbraten. *Unters. Physiol. Institut. Heidelberg.* Bd. II. [S. 353 bis 355.]
- *11. A. E. MALARD, 1891, Note sur le mode de fermeture des coecums glandulaires des Aphrodites. *Bull. Soc. philomat.* S. 8. T. III. p. 158—159.
- 12. E. CLAPARÈDE, 1868, Les Annélides chétopodes du golfe de Naples. *Mem. Soc. phys. nat. Genève.* Vol. XIX. Pt. 2. 1869. Vol. XX. p. 1. (Auch separat Genève et Bale 1868.) Supplément *ibid.* 1870. Vol. XX. Pt. 2. (Genève et Bale 1870.)

Erklärung der Abbildungen.

Bedeutung der Abkürzungen:

| | |
|--|---|
| <i>A</i> , Atrium des Filterapparates; | <i>H</i> , Hals des Coecum; |
| <i>AFK</i> , apicale Filterkante; | <i>HD</i> , Hauptdarmepithel; |
| <i>BG</i> , bindegewebige Darmscheide; | <i>LM</i> , longitudinale Darmmuskulatur; |
| <i>CM</i> , zirkuläre Darmmuskulatur; | <i>R</i> , Resorptionszellen; |
| <i>Coc</i> , Coecum; | <i>S</i> _{1—7} , Sekretionszellen; |
| <i>FP</i> , Filterplatte; | <i>S</i> ₈ , abgeschnittene Sekretblase; |
| <i>FR</i> , Filterraum; | <i>SFK</i> , seitliche Filterkante. |

Tafel X.

Fig. 1. Coecum mit Karmin gefüllt in situ mit Prisma gezeichnet. 5fach.
Fig. 2—5. Aus einer Querschnittserie durch den Filterapparat (sagittal zum Tier).

Fig. 6. Längsschnitt durch den Filterapparat (horizontal zum Tier).

Fig. 7. Feinerer Bau der Filterplatte (Stück aus Fig. 6).

Fig. 8. Feinerer Bau des Blindschlauchepithels aus einer Protuberanz.

Fig. 9. Feinerer Bau des Darmepithels: Medianer Horizontalschnitt durch den Darm, bei welchem also die Epithelwälle quergetroffen sind. Es ist eine Stelle ausgesucht worden, an der nicht die quer geschnittenen Köpfe darunter oder darüber liegender, schräg verlaufender Zellen getroffen sind (nur in guten Medianschnitten vorhanden).

Die einzelnen Zellkonturen liegen zu dicht, um mit Prisma eingezeichnet zu werden; so hat manches an der Figur schematisiert werden müssen.

* Arbeiten, die ich nach andern Autoren zitiere.

Marine Turbellarien Orotavas und der Küsten Europas.

Ergebnisse einiger, mit Unterstützung der kais. Akademie der Wissenschaften in Wien (aus dem Legate WEDL) in den Jahren 1902 und 1903 unternommenen Studienreisen.

Von

L. v. Graff (Graz).

I. Einleitung und Acoela.

Mit Tafel XI—XIII.

Über die äußere Veranlassung zu diesen Studienreisen habe ich schon an einem andern Orte¹ berichtet und es erübrigt mir nur noch, der kais. Akademie in Wien für die mir zu diesem Zwecke zuteil gewordene Unterstützung sowie der Direktion des österr. Lloyd in Triest, der Generalagentur desselben in Konstantinopel und der Direktion der Donau-Dampfschiffahrtsgesellschaft in Wien für die meinen Studien nach jeder Richtung gewährte Förderung den tiefsten Dank auszusprechen. Ebenso danke ich herzlichst den Vorständen und lokalen Leitern der Biologischen Stationen Bergen, Alexandrowsk und Sewastopol für all das kollegiale Entgegenkommen, welches ich daselbst in reichstem Maße gefunden habe.

Da ich über die untersuchten parasitischen Formen schon berichtet habe², so werden in diesem und den folgenden Artikeln bloß noch die freilebenden Turbellarien zu behandeln sein.

Bevor ich in die systematisch zu ordnende Darstellung meiner Ergebnisse eingehe, sei die während meines Aufenthaltes in Sewastopol gewonnene Erfahrung mitgeteilt, daß an dieser Küste die größte Zahl der Formen nicht — wie bisher allgemein angenommen wurde — zwischen der Strandvegetation zu finden ist, sondern im Sande

¹ L. v. GRAFF, Vorläufige Mitteilungen über Rhabdocöliden. I. Zool. Anz. XXVI. Bd. 1902. S. 39.

² L. v. GRAFF, Die Turbellarien als Parasiten und Wirte. Festschr. d. k. k. Karl-Franzens-Universität in Graz für das Jahr 1902. Graz 1903.

einer Tiefe von 10—16 m. Der grobe Sand bei der Felseninsel der »heiligen Erscheinung« (unterhalb des St. Georgsklosters), in welchem *Amphioxus*, *Hedyle* und *Pseudovermis* vorkommen, enthielt nach Zahl der Individuen und Mannigfaltigkeit der Arten das reichste Turbellariennmaterial, welches mir jemals vorgekommen ist. Ich bedaure nur, daß die große Entfernung dieser Fundstelle von Sewastopol nicht gestattete, solches Material öfter in frischem Zustande zur Verfügung zu haben und empfehle deshalb künftigen Turbellarienforschern, sich in Balaklava oder noch besser im St. Georgskloster selbst zu installieren, um diesen Reichtum besser ausnutzen zu können als ich es — trotz der freundlichen Beihilfe meines Reisebegleiters Dr. v. STUMMER-TRAUNFELS — vermochte.

Angesichts der großen Menge von Arten, welche mir bei Sewastopol zu Gesichte kam, ist doch die Zahl derjenigen, welche ich mit Sicherheit auf Beschreibungen meiner Vorgänger zurückführen kann, verhältnismäßig gering. Es liegt das zum Teil zweifellos daran, daß die Differenz zwischen der Winter- und der Sommerfauna daselbst noch größer ist, als an andern südlichen Küsten Europas und ich die erstere nicht kennen lernte, noch mehr aber an der Mangelhaftigkeit der Beschreibungen und Abbildungen von ULJANIN¹ und PEREYASLAWZEWA². Dabei verdienen diejenigen ULJANINS jedoch entschieden den Vorzug, obgleich dieser Autor der erste war, welcher an dieser Küste Turbellarien studierte und es zu seiner Zeit über den Bau der marinen Vertreter dieser Tiergruppe keine zusammenhängende Darstellung gab. Ist bei dem genannten deutlich das Bestreben erkennbar, Gesehenes naturgetreu wiederzugeben und möglichst genau zu beschreiben, so sind dagegen PEREYASLAWZEWAS oberflächliche Abbildungen und Beschreibungen von einer Mangelhaftigkeit, die man 40 Jahre nach M. SCHULTZES »Beiträgen« kaum für möglich gehalten hätte³.

¹ W. ULJANIN, Turbellarien der Bucht von Sewastopol. Arb. der. 2. Vers. russ. Naturf. zu Moskau 1869. II. Abth. 1870. (Russisch.)

² S. PEREYASLAWZEWA, Monographie des Turbellariés de la mer noire. Odessa 1892 (separat aus: Schriften der neuruss. Naturf.-Gesellsch. zu Odessa, Bd. XVII). — Die Vorrede dieses Buches ist vom 12. Januar 1889 datiert und in den Buchhandel gelangte dasselbe in der zweiten Hälfte des Juni 1893 (s. FRIEDLÄNDERS Naturae Novitates 1893, Nr. 12), während meine Neubearbeitung der *Acoela* (»Die Organisation der *Turbellaria Acoela*«) am 11. Februar 1891 ausgegeben wurde.

³ Wenn man bedenkt, daß PEREYASLAWZEWA sich während einer langen Reihe von Jahren mit den Turbellarien von Sewastopol beschäftigt und so viele Mühe auf die Herstellung der 16 Tafeln verwendet hat, kann man es nur lebhaft bedauern, daß diese Zeit und Arbeit zum größten Teil vergeblich verschwendet

So bedarf die reiche Turbellarienfauna des Schwarzen Meeres einer vollständigen Neubearbeitung. Meine Beobachtungen sind nur wurde. Von den zahllosen orthographischen und Druckfehlern, sowie dem Mangel irgend welcher Literaturnachweise ganz abgesehen, ist die Nachlässigkeit in der Verfassung des Textes und in der Bezeichnung der Tafeln eine solche, daß die Benutzung dieses Buches geradezu qualvoll wird. Auf den Tafeln findet sich wiederholt dieselbe Nummer bei mehreren Figuren (31, 39 und 59 f. zweimal, 32 dreimal — daneben auch eine unnummerierte Figur), eine fehlt in der Tafelerklärung (59 k), bei einer Anzahl enthält die Erklärung wohl den Gattungs- aber nicht den Speciesnamen (49 a—c, 50 — in der Tafel als 50 a bezeichnet —, 150—165) und sehr häufig stimmt die im Texte zitierte Nummer nicht mit der Nummer der Figur, so daß es namentlich für die »histologischen« Angaben in solchen Fällen oft unmöglich ist sich darüber klar zu werden, welche Figur gemeint sei. Überhaupt ist der Zusammenhang der Abbildungen mit dem Texte ein sehr loser, indem in den allgemeinen Abschnitten die entsprechenden Abbildungen entweder nur serienweise in Bausch und Bogen angeführt werden (so z. B. S. 46 im ersten Absatze gleich 32 Figuren auf einmal, aus denen sich der Leser die passend scheinenden herausuchen mag) oder im Texte gar nicht Erwähnung finden. So sind z. B. von den Figuren des *Microstoma* sp. (PEREYASLAWZEWA gibt zwar ein Totalbild dieses Tieres, hat es aber nicht für nötig erachtet, dazu eine Speciesbezeichnung zu fügen), welches dem Kapitel »La reproduction asexuelle« zugrunde liegt, 5 (141, 143, 145, 149, 150) im Texte überhaupt nicht verwertet. Selbst der wichtigste Abschnitt, die Entwicklungsgeschichte der »Pseudocoela«, zeigt die diesem Buche eigentümliche Konfusion. Überschriften »Le développement embryonnaire d'*Aplanostoma diversicolor*« zitiert der Text aber nicht bloß die diese Species betreffenden, sondern auch alle auf *Convoluta paradoxa* und *Darwinia variabilis* bezüglichen Abbildungen, und dazu zwei von *Aplanostoma pulchella* (sic!), fünf von *Convoluta hipparchia* und fünf (der 16 vorhandenen) Figuren REPIACHOFFS von *Otocelis rubropunctata* — ohne den Namen der genannten Arten anzuführen oder auch nur mit einem Worte anzudeuten, daß die Darstellung alle Acölen betrifft. Nicht weniger als 23 entwicklungsgeschichtliche Figuren (fig. 102, 104, 106, 107, 108—111, 113, 114, 122—132) kommen im Texte gar nicht vor! Dafür heißt es S. 177: »Ce qui concerne le développement embryonnaire de tous les autres Pseudocoela je trouve inutile de le décrire, par la raison qu'il aurait fallu répéter mot pour mot ce qui vient d'être démontré par rapport au développement embryonnaire d'*Aplanostoma diversicolor*.« Mit einer ähnlichen Phrase oder mit dem Hinweise auf eine Abbildung, welche »peut donner une idée plus précise que la description la plus détaillée«, pflegt PEREYASLAWZEWA sich auch im systematischen Teile von der »nécessité« halbwegs brauchbarer Speciesbeschreibungen zu dispensieren. Und dies ist um so schlimmer, als diese letzteren keinen einzigen der die Organe bezeichnenden Buchstaben anführen und die allgemeine — natürlich nicht alphabetisch geordnete! — Buchstabenerklärung (S. XV) einen großen Teil der den Figuren beigelegten Buchstaben überhaupt nicht enthält. Ich habe bloß die den Habitusbildern gewidmeten Tafeln I—VI genau geprüft und finde daselbst 22 verschiedene Buchstabenbezeichnungen, welche weder in der »Explication des lettres et des figures« noch sonst irgendwo im Buche eine Erklärung finden. Fünf komplizierte Figuren haben überhaupt keinerlei Buchstaben. Dies dürfte zur Charakteristik des in Rede stehenden Opus genügen!

ein kleiner Beitrag zu einer solchen und es bleibt die umfassende Untersuchung der Turbellarien eine der wichtigsten und lohnendsten Aufgaben für jene russischen Kollegen, welche in der Lage sind, sich längere Zeit in und bei Sewastopol aufhalten zu können.

Acoela.

Allgemeines.

Während und nachdem ich mich mit meiner letzten Gesamtdarstellung¹ dieser Abteilung beschäftigt hatte, sind zahlreiche Publikationen über dieselbe erschienen, die hier insoweit besprochen werden müssen, als sie solche Beiträge zur Kenntnis des Baues und der Entwicklung brachten, welche geeignet sind, unsre bisherigen Anschauungen über die phylogenetische Stellung der *Acoela*, ihre Beziehungen zu den übrigen Turbellarien und ihre systematische Einteilung zu beeinflussen.

Zunächst ist die Entdeckung der neuen, ausschließlich pelagisch lebenden Acölengruppe *Haplodiscus* zu erwähnen, deren erste Form von ihrem Entdecker WELDON² für eine geschlechtsreif gewordene Cestoden- oder Trematodenlarve gehalten, von mir³ aber als acöle Turbellarie erkannt wurde. Zu dieser Gruppe gehört auch die von REPIACHOFF⁴ untersuchte Turbellarie, welche später von SABUSSOW⁵ als *Haplodiscus Ussowii* beschrieben wurde und — wie MONTICELLI⁶ gezeigt hat — identisch ist mit den von mehreren Zoologen in Messina und Neapel beobachteten »durchsichtigen pelagischen Acölen«⁷.

¹ L. v. GRAFF, Die Organisation der *Turbellaria Acoela*. Leipzig 1891.

² W. F. R. WELDON, *Haplodiscus piger*, a new pelagic organism from the Bahamas. Quart. Journ. Micr. Sc., N. S. Vol. XXIX. London 1889. p. 1—8. tab. I.

³ L. v. GRAFF, Über *Haplodiscus piger* Weldon. Zool. Anz. XV. Jahrg. Leipzig 1892. S. 6—7.

⁴ W. REPIACHOFF, Zur Spermatologie der Turbellarien. Diese Zeitschr. Bd. LVI. 1893. S. 117—137. Taf. VII.

⁵ H. SABUSSOW, *Haplodiscus Ussowii*, eine neue Acöle aus dem Golfe von Neapel. Mitth. Zool. Stat. Neapel. XII. Bd. Berlin 1896. S. 354—380. Taf. XVI u. XVII.

⁶ F. S. MONTICELLI, A proposito dell' *Haplodiscus Ussowii* Sabussow. Atti Soc. Natural. Mat. Modena. ser. 4. vol. I. anno XXXII. Modena 1899. p. 27—38. tab. II.

⁷ M. CIALONA bezeichnet dieselbe in seinem »Catalogo di animali microscopici pescati nel Plankton del porto di Messina« 1902, p. 7, nr. 28 als »Larve di *Planaria Kleinenbergi*«. Die von demselben sub nr. 29 angeführten »Larve di *Planaria convoluta* Oerst.« sind geschlechtsreife Exemplare von *Convoluta convoluta* (*paradoxa*).

Die Anatomie von sechs andern Arten behandelt die sorgfältige Arbeit BÖHMIGS¹, auf welche wir in folgendem wiederholt zurückkommen werden.

Ein zweites neues Acölungenus, *Polychoerus*, ist von MARK² anatomisch wohl begründet worden, wozu VERRILL³ und GARDINER weitere Beiträge lieferten, der letztere in zwei, *Polychoerus caudatus* behandelnden Arbeiten, von welchen die eine die Entwicklungsgeschichte⁴, die andre⁵ Bildung, Reifung und Befruchtung der Eier dieser Art behandelt. Die Entwicklung von *Convoluta roscoffensis* wurde von GEORGÉVITCH⁶ studiert, während PEREYASLAWZEWA die Anatomie und Entwicklung aller bei Sewastopol vorkommenden Formen untersuchte und auch das neue Genus *Darwinia*⁷ aufstellte, welches jedoch ebensowenig aufrecht zu halten ist als das von SABUSSOW erst vorläufig⁸ und später⁹ eingehend motivierte nov. gen. *Böhmigia*. Darüber wie über die von LEIPER¹⁰ für die erste parasitisch-lebend gefundene Acöle statuierte Gattung *Avagina* und die neue Umgrenzung, welche ich dem Genus *Amphichoerus* gegeben habe¹¹, wird weiter unten zu sprechen sein.

¹ L. BÖHMIG, Die *Turbellaria acoela* der Plankton-Expedition. Ergebnisse der Plankton-Expedition der Humboldt-Stiftung. Bd. II, H. g. Kiel und Leipzig 1895. 48 S. mit 3 Taf.

² E. L. MARK, *Polychoerus caudatus* nov. gen., nov. spec. Festschrift zum 70. Geburtstage R. LEUCKARTS. Leipzig 1892. S. 298—309. Taf. XXXI.

³ A. E. VERRILL, Marine Planarians of New England. Trans. Connecticut Acad. Vol. VIII. New Haven 1893. p. 511. tab. XLI, fig. 11—11a, tab. XLIII, fig. 6—10.

⁴ E. G. GARDINER, Early development of *Polychoerus caudatus* Mark. Journ. of Morphology. Vol. XI. Boston 1895. p. 155—176. tab. X u. XI.

⁵ E. G. GARDINER, The growth of the ovum, formation of the polar bodies and the fertilization in *Polychoerus caudatus*. Journ. of Morphology. Vol. XV Boston 1898. p. 73—103. tab. IX—XII.

⁶ J. GEORGÉVITCH, Étude sur le développement de la *Convoluta roscoffensis* Graff. Arch. Zool. expériment. 3^e sér. Tom. VII. Paris 1899. p. 343—361. tab. X.

⁷ l. c. p. 230.

⁸ H. SABUSSOW, Mittheilungen über Turbellarienstudien. I. *Böhmigia maris albi* n. g., n. sp., eine neue Acölenform aus dem Weißen Meere. Zool. Anz. XXII. Bd. Leipzig 1899. S. 189—193.

⁹ H. SABUSSOW, Beobachtungen über die Turbellarien der Inseln von Solowetzki. Trudi d. Ges. d. Naturforsch. b. d. Univ. Kasan. Bd. XXXIV, Heft 5. Kasan 1900. S. 6 (deutscher Auszug S. 177).

¹⁰ R. T. LEIPER, On a *Acoelus* Turbellarian inhabiting the common heart urchin. Nature. Vol. LXVI. London 1902. p. 641. — Vgl. dazu L. v. GRAFF. Die Turbellarien als Parasiten und Wirte. Graz 1903. S. 29.

¹¹ L. v. GRAFF, Vorläufige Mittheilungen über Rhabdocöliiden. II. Die Acölen von Puerto Orotava, Bergen und Alexandrowsk. Zool. Anz. XXVI. Bd. Leipzig 1902. S. 121.

Für die Beurteilung der Stellung der *Acoela* im System sind am wichtigsten die neuen Beiträge zur Anatomie des Nervensystems und des Parenchyms, sowie zur Entwicklungsgeschichte dieser Turbellariengruppe.

Nervensystem. Für dieses kommen in erster Linie in Betracht die von BÖHMIG an *Haplodiscus* gewonnenen Ergebnisse (l. c., S. 15 ff.). Meine Darstellung des Gehirns erfährt durch dieselben zunächst insofern eine Berichtigung, als (S. 21) die Zugehörigkeit der von mir als »Kommissuralganglien« bezeichneten Teile zum Gehirn auf Grund der von PEREYASLAWZEWA gelieferten entwicklungsgeschichtlichen Daten plausibel gemacht wird. Ich akzeptiere diese Deutung um so lieber, als sie auch durch die von verschiedenen Seiten beigebrachten Daten über die Ursprünge der Haupt-Längsnervenstämme [des mittleren (nach BÖHMIGS Bezeichnung äußeren) und des äußeren dorsalen Nerven (»Randnerv« BÖHMIGS)] vom vergleichend-anatomischen Standpunkte geboten erscheint. Auch ist dadurch, sowie durch die, für das Nervensystem seiner *Böhmigia maris-albi* von SABUSSOW gegebene Darstellung, das mir seiner Zeit so absonderlich erscheinende Gehirn des *Monoporus* (*Proporus*) *rubropunctatus* den Befunden bei andern Acülen näher gerückt.

Nach den durch BÖHMIG und SABUSSOW für *Haplodiscus*, MARK für *Polychaerus* und PEREYASLAWZEWA für verschiedene *Convoluta*-Arten gegebenen Darstellungen — ich kann auch auf meine weiter unten nachzulesende Beschreibung des Nervensystems von *Amphichoerus langerhansi* verweisen — ist mein früher mit Bezug auf DELAGES gegenteilige Angaben geführter Nachweis von dem Fehlen einer Gehirnlücke in der Region der Statocyste (Otolithenblase) durchwegs bestätigt worden und wir wissen jetzt, daß das vierseitige, bald in der Richtung der Längsachse, bald quer ausgezogene Gehirn eine einheitliche Masse bildet, der bald dorsal (*Haplodiscus*), bald ventral (alle übrigen *Acoela*) die Statocyste anliegt und welche nicht bloß von Muskelfasern, sondern häufig auch in mehr oder weniger ausgedehntem Maße von den Frontaldrüsen durchsetzt wird. Überall ist das Gehirn durch eine Medianfurche in zwei seitliche Hälften geschieden, doch ist eine Differenzierung des schon bei den niedersten Acülen stellenweise mehrschichtigen Ganglienzellenbelages zu gesonderten Gehirnganglien bei *Haplodiscus* noch gar nicht zu erkennen, indem hier die Gehirnhälften einheitliche Massen darstellen. Dagegen findet sich eine solche Differenzierung bei den Gattungen *Convoluta* und *Amphichoerus* angebahnt und ist am deutlichsten bei *Proporus*

durchgeführt. Indessen erscheint das letztgenannte Genus durch verschiedene andre Eigentümlichkeiten, vor allem die Länge des Pharyngealrohres und die Beziehung des Gehirns zu demselben¹ als eine aberrante Gruppe.

Wichtiger noch als das was in den letzten 12 Jahren über den Bau des Gehirns beigebracht worden ist, scheint mir der Nachweis, daß überall dort, wo die aus dem Gehirn nach hinten abgehenden Längsnervenstämme studiert werden konnten, es sich herausgestellt hat, daß bei den Aeölen zum mindesten drei Paare einander gleichwertiger Hauptlängsnerven vorhanden sind, je ein dorsales, ventrales und laterales. Diese Zahl von sechs Längsnerven ist von SABUSSOW für *Haplodiscus ussowi* beschrieben worden und dürfte auch bei *Proporus renenosus*² vorhanden sein, während bei *Haplodiscus orbicularis* durch Verdopplung der beiden ventralen vier und bei *Haplodiscus acuminatus* sechs Paare von Längsnerven vorhanden zu sein scheinen. BÖHMIG beschreibt nämlich (l. c., S. 18) für *Haplodiscus orbicularis* zwei »direkt aus dem Gehirn hervorgehende« Nervenpaare (dorsale und Randnerven) und »wenigstens zwei Paare ziemlich starker, ventraler Längsnerven«, welche aus der zweifellos dem Gehirn zugehörnden »von Zellen reich durchsetzten faserigen Masse« entspringen. Für *Haplodiscus acuminatus* beschreibt derselbe (S. 17) außer den Randnerven, den inneren und äußeren dorsalen und den beiden ventralen Nerven noch mittlere dorsale (als Abzweigung der inneren Rückenerven) und sekundäre ventrale Längsnerven (Fig. 10 und 13 *nr*), denen er keinen selbständigen Charakter zuschreibt. Betrachtet man aber seine Abbildungen Taf. I, Fig. 12 und 13, so sieht man: 1) daß den drei dorsalen Nerven *ndi*, *ndm* und *nde* — so sehr dieselben auch untereinander durch Anastomosen verbunden sind — doch drei selbständige Wurzeln entsprechen (Fig. 12, rechts) und 2) daß die ventralen, in Fig. 13 als *nr*, zusammengefaßten Längsnerven mit zwei gesonderten Wurzeln — die beiden äußeren mit der Wurzel *nr*, die drei inneren mit einer andern gemeinsamen Wurzel — aus dem Gehirn entspringen. Wir müssen demnach dem *Haplodiscus acuminatus* sechs Paare von Längsnerven vindizieren.

¹ Ich meine damit die horizontale Lage des Gehirns dicht über dem Pharyngealrohre, welche sonst nirgends zu beobachten ist, und keineswegs etwa den Nerven-schlundring, dessen Vorhandensein PEREYASLAWZEWA (l. c., p. 45, tab. VIII, fig. 54a—l) behauptet, während ich mich (*Aeolia*, S. 34) nicht von dem Vorhandensein eines solchen überzeugen konnte.

² Vgl. PEREYASLAWZEWA, l. c., tab. VIII, fig. 54f.

Auch bei den übrigen Acölen sind mehr als drei Längsnervenpaare konstatiert. DELAGE, der bei *Convoluta roscoffensis* zuerst die drei, von ihm als innere, mittlere und äußere bezeichneten Paare von starken Hauptnerven beschrieb, zeichnet (l. c., tab. V, fig. 14), ohne sie im Texte weiter zu erwähnen, zwei weitere bedeutend schwächere ventrale Nervenpaare. In bezug auf die erwähnten Hauptnerven ist zu bemerken, daß die inneren und mittleren (siehe DELAGE, tab. V, fig. 14 *i* und *m*), da sie der Rückenfläche bedeutend näher liegen als dem Bauche, mit Recht als dorsale bezeichnet werden können, wogegen die äußeren Nerven (»longitudinal externe *e*«) bei *Convoluta roscoffensis* von Rücken, Bauch und Seitenkante gleichweit entfernt sind und daher hier ebenso, wie schon von BÖHMIG bei *Haplodiscus* am besten als »Randnerven« zu bezeichnen wären, da sie bei den genannten Acölen und bei *Amphichoerus langerhansi* direkt, bei *Convoluta sordida* und *paradoxa* (*Acoela*, Taf. IV, Fig. 3, Taf. VI, Fig. 11), dagegen indirekt durch einen Nebenast (*n*) die Seitenkante und ihre Sinnesorgane versorgen. Größere Differenzen, als sie hinsichtlich der genannten drei Nervenpaare herrschen, scheinen die ventralen Nerven darzubieten. Wie schon erwähnt, beschreibt SABUSSOW für *Haplodiscus ussuri* nur ein Paar kräftiger, nahe der Mittellinie verlaufender Ventralnerven, wobei freilich die Möglichkeit, daß ein zweites, schwächeres, äußeres Paar übersehen worden sein kann, sehr groß ist. Überall sonst haben wir zwei Paare ventraler Nerven, sei es daß dieselben a) sich in ihrer Stärke nicht wesentlich voneinander und von den dorsalen unterscheiden (*Haplodiscus* nach BÖHMIG und *Convoluta paradoxa* nach GRAFF, *Acoela*, Taf. VI, Fig. 11); b) untereinander gleich aber bedeutend schwächer sind als die übrigen Längsnerven (*Convoluta roscoffensis* nach DELAGE, fig. 14) oder c) untereinander wesentlich, und zwar zugunsten des inneren Paares, in der Stärke differieren, wie z. B. bei *Convoluta sordida* (*Acoela*, Taf. IV, Fig. 3) und *Amphichoerus langerhansi* (s. unten S. 236).

Ich habe schon vor zwölf Jahren (*Acoela*, S. 50) betont, daß die *Acoela* von den übrigen Turbellarien nicht bloß durch den Mangel des Darmes, sondern überdies hauptsächlich durch die Zahl und Stellung der Längsnervenstämme und den darin ausgesprochenen ursprünglicheren Zustand ihres Nervensystems sich unterscheiden, indem die »abgehenden Längsstämme noch völlig gleichwertig sind und noch nicht die Anpassung an die bilaterale Symmetrie und die kriechende Lebensweise durchgemacht haben, welche schließlich die Präponderanz des einen (ventralen) Nervenpaares zur Folge haben

sollte«. Daß die scheibenförmigen pelagischen *Haplodiscus*-Arten keine wesentliche Differenz in der Stärke ihrer dorsalen und ventralen Längsnerven, wohl aber eine auffallend kräftige Entwicklung der Randnerven aufweisen, daß ferner die mit ihren tütenförmig eingeschlagenen Seitenteilen schwimmenden Formen wie *Convoluta roseoffensis* und *paradora* die ventralen Längsnerven schwach entwickelt haben, wogegen die kriechenden Aeülen (*Convoluta sordida* und *Amphichoerus langerhansii*) eine auffallende Verstärkung des medialen ventralen Nervenpaares aufweisen -- das sind ebensoviele, aus der Anpassung des Nervensystems an die Lebensweise zu verstehende Tatsachen. Daß ferner eine noch weitergehende Differenzierung von Rücken und Bauch und die vorwiegende Verwendung der ventralen Muskulatur zur Lokomotion eine Rückbildung der dorsalen Längsnerven bei gleichzeitiger Verstärkung der ventralen zur Folge haben mußte, leuchtet nicht minder ein, wie die mehr radiäre Verästelung der ventralen Nerven bei breiten, scheibenförmigen -- zum Teil sogar pelagisch lebenden -- Formen im Gegensatz zu dem parallelen Verlaufe der Hauptnerven langgestreckter, in bestimmter Richtung und auf fester Unterlage kriechender Tiere¹. Wie dem Bedürfnisse der intensiveren Innervierung der Bauchfläche zunächst durch Verstärkung des die ventralen Längsnerven verbindenden Kommissurensystems und Herausbildung einer Nervenplatte, dann weiter durch eine mit der Verschmälerung der Kriechsohle Hand in Hand gehende Konzentration der Ganglienzellen auf zwei Längsnervenstämme entsprochen wurde, habe ich für die Landplanarien gezeigt², während LANG uns verständlich machte, wie aus den ventralen Längsnerven der Tricladen und deren unregelmäßigen Kommissuren der segmentale Bau des Nervensystems von *Gnada*³ hervorgeht und daraus schließlich die Entstehung des Strickleiternnervensystems abzuleiten sei⁴.

Parenchym⁵. Bald nachdem ich gelegentlich der Neubearbeitung

¹ Vgl. A. LANG, Die Polychaeten. Leipzig 1884. S. 175, 656. Taf. XXXI.

² L. v. GRAFF, Monographie der Turbellarien. II. *Tricladida terrecola*. Leipzig 1899. S. 120.

³ A. LANG, Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie und Histologie des Nervensystems der Plathelminthen. IV. Das Nervensystem der Tricladen. Mitth. Zool. Stat. Neapel. III. Bd. Leipzig 1883. S. 53.

⁴ A. LANG, Beiträge zu einer Trophocöltheorie. Jen. Zeitschr. f. Naturw. Bd. XXXVIII. N. F. XXXI. 1903. Separatabdr. S. 79.

⁵ PEREYASLAWZEWA (l. c. p. 92—95) ereifert sich gar sehr über die Anwendung des Ausdrucks »Parenchym«. Gewiß ist derselbe an und für sich unklar und dort zu verwerfen, wo unsere Kenntnisse uns eine präzisere Bezeichnung

der *Acoela* durch genaue Untersuchung zahlreicher Formen gezeigt hatte, daß die Aufstellung dieser Gruppe durch ULJANIN eine wohlbegründete war, kehrte in PEREYASLAWZEWA'S Monographie (p. 138—141) die Behauptung wieder, daß die »*Pseudacoela*« einen Darm und eine Leibeshöhle besäßen. Der Umstand, daß bei denselben die Grenzen der Darmzellen so selten — bei *Cyrtomorpha* will PEREYASLAWZEWA sie gesehen haben (p. 138) — wahrgenommen werden, sollte darin begründet sein, daß unsre Konservierungsmethoden für ein so zartes Gewebe zu rohe seien. Auch schrieb PEREYASLAWZEWA dem Darne der *Pseudacoela* selbständige Kontraktionen zu und führte sie auf das bei letzterer Gruppe noch mehr als bei echten Rhabdocölen entwickelte »revêtement musculaire de l'intestin« (p. 113) zurück. Indessen handelt es sich hier ebenso wie bei der angeblichen subcutanen muskulösen Schicht nicht um Muskelzellen, sondern um Parenchym- oder Bindegewebszellen.

Alle seither erschienenen Publikationen über *Acoela* sowie meine neuen Untersuchungen an verschiedenen lebenden Formen und die Schnitte durch *Amphichoerus langerhansi* (s. unten S. 237 und Taf. XII, Fig. 12) haben dagegen eine Bestätigung meiner obenerwähnten Darstellung gebracht. Diese hatte gezeigt, daß das Acölenparenchym komplizierter gebaut erscheint, als bis dahin angenommen wurde. Es finden sich nämlich in dem das Grundgewebe bildenden Syncytium verschiedene selbständige Zellen eingeschlossen und deren wechselnde Menge und Gruppierung sowie die Beschaffenheit des Syncytiums selbst und die Menge der dasselbe durchsetzenden Muskelfasern gestatten eine Reihe von Typen des Acölenparenchyms auseinander zu halten. Diese Typen erhalten eine besondere Bedeutung dadurch, daß mit großer Wahrscheinlichkeit die genannten Elemente zu einem Teile auf Entodermzellen (das Syncytium und die amöboiden Freßzellen), zum andern auf Mesodermzellen (Parenchymmuskeln und Bindegewebszellen)¹

gestatten. Bei den Acölen war er aber früher gut angebracht und wird es auch weiter bleiben, ins solange als nicht die Herkunft aller im »Acölen-Parenchym« enthaltenen Elemente völlig sichergestellt ist (s. auch BÖHMIG, l. c. S. 7).

¹ Ich hatte es früher (*Acoela*, S. 26—27) unentschieden gelassen, ob sämtliche selbständigen Zellen (exkl. der Muskelzellen) oder nur ein Teil derselben als Mesodermelemente zu betrachten seien. Neuerliche Erwägungen bestimmen mich, mit F. v. WAGNER (Biolog. Centralblatt, Bd. XI. 1891. S. 658) die nicht-amöboiden, meist rundlichen Zellen mit kleinen Kernen und feinkörnigem zarten Plasma als mesodermale »Bindegewebszellen«, die meist viel größeren amöboiden Zellen mit grobkörnigem Plasma und großen runden Kernen dagegen als entodermale »Freßzellen« zu bezeichnen.

zurückgeführt werden können. Ich unterschied damals drei Parenchymtypen, welche genetisch folgendermaßen zu gruppieren sind.

Der niederste (damals als dritter bezeichnet), durch *Proporus* und *Olocheis* repräsentierte, weist ein gleichmäßiges, weiches, festerer Balken und Platten entbehrendes Syncytium auf. Das periphere Parenchym ist von dem zentralen nur wenig verschieden, es wäre denn daß sich besonders in ersterem die, hier keine kontinuierliche Schicht bildenden Bindegewebszellen anhäufen (*O. rubropunctata*), während die Freßzellen vornehmlich dem Zentralparenchym angehören. Die Parenchymmuskulatur ist hier nur schwach entwickelt.

Dann folgt der (damals als erster bezeichnete) Typus, vertreten durch *Amphichoerus cinereus*, und dadurch charakterisiert, daß sich innerhalb des Syncytiums ein festeres »Reticulum« differenziert. Doch ist dieses, sowie die hier reichlich vorhandene Muskulatur hauptsächlich im peripheren Parenchym der Seitenteile und Enden des Körpers entwickelt, während im Mittelfelde das weiche Syncytium mit den Freßzellen vorherrscht und sich hier demnach das zentrale »verdauende Parenchym« von dem peripheren zu scheiden beginnt.

Scharf ausgeprägt ist diese Scheidung erst bei dem durch *Convoluta convoluta* vertretenen (damals als zweiter bezeichneten) Typus, woselbst das periphere Parenchym als kontinuierliche Schicht eines zelligen Stütz- und Bindegewebes von dem zentralen verdauenden Syncytium in Bau und Funktion unterschieden erscheint. Die Bindegewebszellen gehören bloß dem ersteren an, Freßzellen fehlen, die Muskulatur ist stark ausgebildet.

Convoluta roseoffensis und *Amphichoerus lengerhansi* (s. unten S. 237) vermitteln zwischen den erstgenannten, *Convoluta sordida* zwischen den letztgenannten beiden Typen.

Von den Arten des Genus *Haplodiscus* schließen sich die von BÖHMIG untersuchten Formen mehr dem durch *Amph. cinereus* vertretenen Typus an. BÖHMIG gibt allerdings (S. 10) an, daß sich deren Parenchym »dem durch *Convoluta paradoxa* vertretenen Typus« anschließe und beruft sich dabei auf das Vorhandensein eines, des festen Gebäudes entbehrenden verdauenden Parenchyms (»Plasmodium«) sowie den Mangel von Freßzellen. Indessen fehlt hier gerade das wesentliche Merkmal des dritten Typus, nämlich die prinzipielle Differenz im Bau des zentralen und des peripheren Parenchyms. Dies gilt auch von *Haplodiscus ussowi* nach einer Untersuchung, die Herr Prof. L. BÖHMIG auf meine Bitte hin vorgenommen hat.

Es sei nochmals hervorgehoben, was ich schon früher (*Acocla*,

S. 50) betonte, daß die verschiedenen Typen des Acölenparenchyms durch Übergangsformen verbunden sind und sich zueinander wie Stadien einer kontinuierlichen Entwicklungsreihe verhalten. Auf der niedersten Stufe ein Vorherrschen der Entodermelemente (Syncytium und Freßzellen) bei noch geringer Ausbildung des Mesoderms (Bindegewebszellen und Parenchymmuskulatur). Dann, bei stärkerer Entfaltung dieser letzteren, ein gegenseitiges Durchdringen der Entoderm- und Mesodermelemente und Entstehung des von SPENGLER¹ supponierten »diffusen Darmes«, in welchem »die Zellen des ursprünglichen Entoderms keinen geschlossenen Haufen oder kein geschlossenes Blatt bilden, sondern sich in amöboidem Zustande, wahrscheinlich zu einem plasmodiumartigen Syncytium zerfließen, zwischen die Mesodermelemente verteilt und so zwar ihre Funktion beibehalten, aber ihre Gestalt aufgegeben haben«. Schließlich, als das höchste bei den Acölen erreichte Endstadium, die vollständige Scheidung des mesodermalen peripheren Stützgewebes von dem, eine ununterbrochen zusammenhängende zentrale Masse bildenden »verdauenden Parenchym«, welchem zum »Darm« nichts fehlt als das Darmlumen, der Zerfall seiner kernführenden Plasmamasse in einzelne Zellen und die epitheliale Anordnung der letzteren.

Entwicklungsgeschichte. Seit dem Jahre 1891 haben sich drei Forscher mit der Entwicklungsgeschichte acöler Turbellarien beschäftigt und ich will aus den betreffenden Publikationen hier nur jene Tatsachen anführen, welche für die Beurteilung der Acölie von Bedeutung sind.

Bei *Polychoerus caudatus* teilt sich das Ei nach GARDINER (Early Development usw.) in zwei gleichgroße Hälften, von welchen sich hintereinander vier Paare kleinerer Zellen abschnüren. Diese letzteren, als Ectoderm bezeichneten, vermehren sich bis zu 64, während die Reste der beiden ersten Furchungszellen — welche größer sind als die Ectodermzellen — in das Zentrum des Eies hineinrücken. Eine Furchungshöhle tritt zwar in den vorhergehenden Stadien wiederholt vorübergehend auf, verschwindet aber in diesem 66-Zellenstadium endgültig, indem ihre Stelle nun von den Resten der beiden ersten Furchungszellen, dem Mesentoderm, eingenommen wird. Letztere teilen sich nun ebenfalls so lange, bis sie an Größe den Ectodermzellen gleichen, welche jetzt in einschichtiger Lage das zentrale Mesentoderm überziehen. Dann wird das Ectoderm zweischichtig, während die Mesentodermzellen degenerieren und sich in das Acölenparenchym

¹ J. W. SPENGLER, Darmlose Strudelwürmer. Kosmos. VIII. Jahrg. Stuttgart 1884. S. 16.

umwandeln. Während der ganzen Furchung herrscht eine streng bilaterale Symmetrie und zu keiner Zeit ist auch nur die Spur einer Darmhöhle vorhanden. Genau so verläuft die Entwicklung einer andern, wahrscheinlich zu *Aphanostoma* gehörigen dunkelgrünen Acöle (GARDINER, l. c., p. 170).

Bei *Convoluta roscoffensis*, dem Objekte GEORGÉVITCH'S, vollziehen sich die ersten beiden Teilungen genau so wie bei *Polychaerus caudatus* und dieses, aus zwei kleinen (Ectoderm-) und zwei großen Zellen bestehende Stadium weist eine kleine Furchungshöhle auf. Das dritte Zellenpaar (von GEORGÉVITCH als Mesoderm bezeichnet) schnürt sich ebenfalls von den beiden primären Blastomeren ab und es besteht — indem letztere ungeteilt bleiben, während die übrigen Zellen sich weiter teilen — das 14-Zellenstadium aus acht Ectoderm- und vier Mesodermzellen, sowie dem Reste der beiden primären Blastomeren, welche nun als Entoderm angesprochen werden. Auch sie teilen sich nun in vier, während sie, von den Mesodermzellen umgeben, von oben her durch die sich vermehrenden Ectodermzellen umwachsen werden. Ento- und Mesodermzellen sind nach weiteren Teilungen nicht mehr voneinander abzugrenzen; die zentral gelegene Masse der ersteren degeneriert und bildet das Zentralparenchym, während die sie umgebende, aus Mesodermelementen aufgebaute und viel mehr Kerne als das Zentralparenchym einschließende Masse dem peripheren Parenchym entspricht, aus welchem auch die Muskeln und Geschlechtszellen hervorgehen. Die ganze Furchung verläuft streng bilateral-symmetrisch, es ist keine Spur eines Archenteron vorhanden. Die Frage, wie der definitive Mund entsteht, konnte GEORGÉVITCH um so weniger beantworten, als er (l. c., p. 354) das Vorhandensein eines solchen selbst beim erwachsenen Tiere leugnet! Auf die in den Beobachtungen keine Begründung erfahrenden Schlußfolgerungen GEORGÉVITCH'S will ich noch zurückkommen.

Während GARDINER und GEORGÉVITCH in bezug auf die bilaterale Symmetrie des Furchungsprozesses und den Mangel eines Archenteron übereinstimmen, kommt PEREYASLAWZEWA (l. c., p. 164—178) zu ganz andern Resultaten. Die Furchung von *Aphanostoma diversicolor* (des Hauptuntersuchungsobjectes) verläuft in den ersten Stadien ganz so, wie es GEORGÉVITCH für *Convoluta roscoffensis* geschildert hat. Doch läßt PEREYASLAWZEWA die Furchungshöhle (*cs* in tab. XIII—XV) persistieren und sich in die Leibeshöhle (*cc*) des ausgewachsenen Tieres fortsetzen, während die beiden großen, zentral gelegenen Entodermzellen eine konkav-konvexe Form annehmen und zwischen ihren

inneren Konkavitäten einen Spaltraum umschließen sollen, der als Archenteron (*eg*) bezeichnet wird. Den Zugang zu diesem umschließen vier, aus den ventralen Spitzen der großen Entodermzellen sich abspaltende kleine Zellen, die durch ihre rötliche Farbe auffallen¹. Nachdem das Ectoderm den Embryo bis auf die durch letztgenannte Zellen (*bst*) repräsentierte orale Einsenkung umwachsen hat, gewinnt derselbe einen fünfseitigen Umriß. Die aborale Seite ist das künftige Vorderende, der zum definitiven Munde werdende Blastoporus verschiebt sich später nach der zukünftigen Bauchseite. Als bald erhält der Embryo eine kugelige Gestalt und es sollen jetzt Darm- und Leibeshöhle besonders schön zu sehen sein, wie denn auch zahlreiche Gastrulae (tab. XIV, fig. 96—100, 111, tab. XV, fig. 123—128) mit Darmepithel (*en*) und Darmhöhle (*eg*) abgebildet werden. Indessen müßten diese Behauptungen, welche im Widerspruche stehen mit den von GARDINER und GEORGÉVITCH gegebenen Darstellungen, schon aus dem Grunde mit großer Vorsicht aufgenommen werden, weil sowohl die von PEREYASLAWZEWA gelieferten Abbildungen als auch jene, welche ihr REPIACHOFF zur Verfügung gestellt hat, lediglich optische Schnitte darstellen. Und dasselbe gilt für alle übrigen² »*Pseudacoela*«, von welchen PEREYASLAWZEWA behauptet, daß sie in allen wesentlichen Punkten ihrer Entwicklung mit *Aphanostoma diversicolor* übereinstimmen.

Es ergibt sich daraus, daß die bis heute vorliegenden zuverlässigen Angaben eine typische Gastrula mit Darmepithel und Darmhöhle in der Entwicklung der *Acoela* nicht nachgewiesen haben.

Und wie steht es in dieser Richtung mit der Entwicklung der übrigen Turbellarien?

Bei den Polycladen³ verläuft die Furchung ganz ähnlich wie

¹ PEREYASLAWZEWA vergleicht sie (p. 168) den vier Ur-Entodermzellen der Polycladen, sie entsprechen aber vielmehr den, den großen Ur-Entodermzellen entstammenden, vier unteren kleinen Entodermzellen derselben (vgl. LANG, l. c. Taf. XXXV, Fig. 16).

² Da dieselben von PEREYASLAWZEWA nicht namentlich angeführt werden, so gebe ich hier ein Verzeichnis der Arten, von welchen in ihrem Werke embryologische Figuren mitgeteilt sind: *Convoluta paradoxa*, tab. XIII, fig. 74—90; *Aphanostoma diversicolor*, tab. XIV, fig. 78 A, 81 A, 84 A, 84 B, 91—100 (91 nach REPIACHOFF); *Aphanostoma pulchella*, tab. XIV, fig. 101—107; *Darwinia variabilis*, tab. XV, fig. 115 u. 116; *Convoluta hipparchia*, tab. XIV, fig. 108—111, tab. XV, fig. 112—114; Neapler Acöle REPIACHOFFS die von letzterem hergestellten Abbildungen, tab. XV, fig. 117—132.

³ Vgl. für die ältere Literatur über die Entwicklungsgeschichte der Turbellarien: KORSCHULT u. HEIDER, Lehrbuch der vergl. Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Thiere. Spezieller Theil. Jena 1893. S. 131.

sie von GARDINER und GEORGEVITCH für die *Acocla* beobachtet wurde, und ihr Endergebnis ist wie bei letzteren eine Sterrogastrula (GOETTE), in welcher Ento- und Mesodermzellen entweder gar nicht oder doch nur so lange aneinander zu halten sind, als ihre Zahl noch eine geringe ist, während mit ihrer weiteren Vermehrung ein Stadium eintritt, in welchem von einer epithelialen Anordnung der Entodermzellen und einer Darmhöhle nicht gesprochen werden kann. Diese entsteht viel später, zu einer Zeit, da bereits der zukünftige Pharynx als einfache Ectodermeinstülpung angelegt ist.

Die Entwicklung der Tricladen stimmt, so sehr sie auch im übrigen von jener der Polycladen verschieden ist, doch mit letzteren in dem Mangel eines Urdarmes überein und der neueste Bearbeiter der Tricladenentwicklung¹ zeigt uns, daß der Embryo zur Zeit der Bildung des provisorischen Pharynx aus einem Synectium mit Wanderzellen besteht, das Elemente aller drei »Keimblätter« enthält und aus welchem sich erst später vier Zellen sondern, die mit hinzutretenden Wanderzellen die Darmanlage herstellen. Von Rhabdocölen sind bisher nur Vertreter der Genera *Mesostoma* und *Bothromesostoma* auf ihre Entwicklung so weit untersucht², daß sie hier zum Vergleiche herangezogen werden können. Bei ihnen entsteht der Darm meist erst, nachdem die schon mit Wimperkleid, Pharynx und Augen versehene Larve die Eischale verlassen hat. Der Leibesraum ist bis dahin von indifferenten Zellen und Dottermasse erfüllt. »Innerhalb dieser nun bilden sich zuerst einzelne Lücken, von denen die meisten allmählich zu einem über dem Schlunde gelegenen Hohlraum zusammenfließen und so das bloße Darmlumen bilden. Erst nach und nach treten einzelne der peripheren, bis dahin indifferenten Zellen heran und bilden schließlich ein zusammenhängendes Darmepithel«. »Andre der indifferenten Zellen nehmen, indem sie sich verästeln oder spindelförmig werden, deutlich bindegewebigen Charakter an. Einzelne von ihnen umgeben weitere, innerhalb der Dottermasse entstehende Hohlräume. Die »Spaltleibeshöhle« entsteht somit auf die gleiche Weise wie der Darm.«

¹ E. MATTIENEN, Die Embryonalentwicklung der Süßwasserdendrocölen. Zool. Anz. XXVII. Bd. 1903. S. 81. (Vgl. die während des Druckes erschienene ausführliche Publikation in dieser Zeitschrift, LXXVII. Bd., besonders S. 351 ff.).

² E. BRESSLAU, Zur Entwicklungsgeschichte der Rhabdocölen. Zool. Anz. XXII. Bd. 1899. S. 422. [Vgl. die während des Druckes erschienene ausführliche Publikation in dieser Zeitschrift, LXXVI. Bd. S. 252 ff., 276 ff., 285, 303 (die Allöcöle *Plagostomum girardi* O. Schm. betreffend) und die vergleichenden Bemerkungen S. 319 ff.].

Es ergibt sich demnach, daß 1) ein echtes, mit einem Darmepithel versehenes Gastralstadium bei keiner einzigen Gruppe der *Coelata* (ULJANIN) während der Entwicklung durchlaufen wird, und 2) bei Tricladen und Rhabdocölen — und wahrscheinlich auch bei Polycladen — der Bildung des Darmepithels ein Stadium vorausgeht, währenddessen, ähnlich wie bei den Acölen, der Leibesraum von »Parenchymzellen« derart ausgefüllt wird, daß »eine Sonderung derselben in ein Mesoderm und eine besondere Darmanskleidung, also ein Darmblatt oder Enteroderm«¹ nicht möglich erscheint.

Die Stellung der Acölen. Die wichtigsten der im vorhergehenden angeführten vergleichend-anatomischen Tatsachen sind schon in meinem Buche über »die Organisation der *Turbellaria Acoela*« mitgeteilt worden und auch ich glaubte die so »gewonnene Auffassung von der Ursprünglichkeit der acölen Turbellarien als eine gesicherte theoretische Vorstellung und damit die Acölie als ein primäres Merkmal der genannten Tiere betrachten«² zu können. Indessen sind neuerdings Ansichten geäußert worden, welche mich zwingen, abermals auf diese Fragen zurückzukommen. Zwar scheinen *Coeloplana* und *Ctenoplana* ihrer Rolle als Übergangsglieder zwischen Ctenophoren und Polycladen definitiv entkleidet zu sein³, aber LANG⁴ betrachtet noch immer die Polycladen als »die ursprünglichsten der lebenden Bilaterien« und scheint die Acölen, wie früher⁵, für »geschlechtsreif gewordene Jugendstadien alter Stammformen der Turbellarien« zu halten, während HAECKEL⁶ das »Verschwinden der permanenten Darmhöhle« der Acölen »als eine sekundäre Erscheinung (teilweise Rückbildung)«, BÖHMIG⁷ sogar »als etwas Sekundäres und Erworbenes« (?) bezeichnet und GEORGÉVITCH⁸ mit Beziehung auf die Acölie behauptet »que cette organisation inférieure provient

¹ GOETTE, Abhandlungen zur Entwicklungsgeschichte der Tiere. 1. Heft. Hamburg u. Leipzig 1882. S. 13.

² F. v. WAGNER, l. c. S. 663.

³ Vgl. B. HATSCHKE, Lehrbuch der Zoologie. Jena 1888. S. 319. — E. KORSCHKELT in: KORSCHKELT u. HEIDER, Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte. Jena 1889. S. 101. — E. HAECKEL, Systematische Phylogenie der wirbellosen Thiere. Berlin 1896. S. 176—178. — T. J. PARKER u. W. A. HASWELL, Text-Book of Zoology. London 1897. Vol. I. p. 266. — W. B. BENHAM in: RAY LANKESTER, Treatise on Zoology. Part IV. London 1901. p. 3.

⁴ A. LANG, Beiträge zur Trophocöltheorie. Jena 1903. S. 77, 164 u. a.

⁵ A. LANG, Polycladen. S. 673.

⁶ E. HAECKEL, l. c. S. 244.

⁷ L. BÖHMIG, l. c. S. 14.

⁸ GEORGÉVITCH, l. c. p. 361.

d'une régression d'ancêtres pourvu d'un tube digestive et d'une organisation moins rudimentaire«.

Diesen Meinungen gegenüber habe ich oben nochmals auseinandergesetzt, wie die bei den heutigen Acölen vorliegenden verschiedenen Typen im histologischen Aufbau des Parenchyms eine immer weiter gehende Sonderung der anfänglich noch vermischten Elemente des Mesoderms und Entoderms aufweisen, ihr Vorhandensein nicht anders denn als »fortschreitende Entwicklung nach der Richtung der cölanten Turbellarien« (*Acocla*, S. 50) aufgefaßt werden kann und sich ungezwungen aus der embryologischen Tatsache erklärt, daß bei keiner Acöle eine Coelogastrula zu konstatieren ist, und daß sogar wahrscheinlich auch bei allen bisher studierten cölanten Turbellarien dem Auftreten des kontinuierlichen Darmepithels ein der Scheidung von Ento- und Mesoderm entbehrendes Stadium vorhergeht.

Die Tatsachen der vergleichenden Anatomie und der Entwicklungsgeschichte bieten demnach gar keine Handhabe dafür, die Acölie als Rückbildungsercheinung oder als Folge einer sekundären Erwerbung zu bezeichnen, sondern geben uns vielmehr in dem Mangel einer epithelialen Sonderung der Elemente des inneren von jenen des mittleren Keimblattes während der Entstehung dieser Keimblätter, eine vollkommen zureichende Erklärung für das Vorhandensein der Acölie. Wenn aber alle Turbellarien das Stadium der Sterrogastrula mit einem, die Elemente des Ento- und Mesoderms ungesondert enthaltenden »Parenchym« durchlaufen, dann kann auch kein Zweifel darüber bestehen, daß den Ahnen der Turbellarien die Acölie als primärer Charakter zugeschrieben werden muß, und die heutigen *Acocla* den Turbellarienahnen am nächsten stehen.

Demnach ist auch gar kein Grund vorhanden, die Acölen mit PEREYASLAWZIEWA und HAECKEL als »*Pseudacocla*« oder »*Crytoacocla*« zu bezeichnen und so an Stelle eines, den Tatsachen entsprechenden klaren Namens einen unklaren oder irreführenden zu setzen.

Wie die Acölen durch ihr »Parenchym« von allen übrigen Turbellarien geschieden sind, so auch durch den Bau ihres Nervensystems. Der Besitz von drei bis sechs Paaren gleichwertiger und radiär um die Hauptachse gruppierter Längsnervenzweige ist, wie ich schon oben (S. 196) betont habe, ein ursprünglicher Charakter, der mit der Anpassung an die kriechende Lebensweise bei Cölanten teilweise (dorsale Längsnerven der Polycladen) oder ganz verloren gegangen, bei den freischwimmenden Acölen aber auch dann, wenn sie eine dorsoventrale Abplattung erfahren haben, noch ungeschmälert erhalten

geblieben ist. Diese Konfiguration des Nervensystems weist auf die Abstammung von radiären Formen hin und festigt die Anschauung, daß die Acölen die den Turbellarien nahestehende Gruppe repräsentieren. Sie macht die Annahme einer Knickung der Hauptachse im Sinne LANGS, sowie einer sekundären Verschiebung des Gehirns an das häutige Vorderende der Turbellarien überflüssig¹ und läßt als formbildende Faktoren, welche die Herausbildung der streng bilateralen cölanten Turbellarien aus radiären Ahnen erklären sollen, nur eine Verschiebung des Mundes nach der Bauchseite bei der Anpassung an die kriechende Lebensweise notwendig erscheinen.

Wenn man mit HAECKEL² das Fehlen von Exkretionsorganen als definitiv sicherstehend betrachtet, so ist damit ein dritter wichtiger Charakter gegeben, welcher die *Acöla* von allen cölanten Turbellarien scheidet. Indessen kann ich die Hoffnung, daß dereinst Exkretionsorgane bei denselben gefunden werden³, noch nicht aufgeben und glaube, daß auch ohne Berücksichtigung dieses Punktes, in

¹ Gegen die Annahme einer solchen hat sich schon B. HATSCHKE (l. c. S. 333, Anm.) ausgesprochen: »Der Anschauung von LANG, daß die Lage des Gehirns weit hinten am Rücken die ursprüngliche sei, kann ich mich nicht anschließen, denn der Entstehungsort des Ganglions ist das vordere Körperende. Das Lageverhältnis bei den Polycladen ist vielleicht nicht allein durch Verschiebung zu erklären, sondern durch die Ausbildung eines für die Polycladen charakteristischen Randsaumes; denn es liegen auch die Primärtentakel, die bei den Planoceriden vorkommen, und die wohl den Scheitelpol bezeichnen, an der Rückenfläche in der Gegend des Ganglions. Wenn ferner LANG die radiäre Ausstrahlung der Nerven vom Ganglion nach dem Körperende von dem ursprünglichen radiären Typus ableitet, so können wir dem nicht beistimmen, und wir müssen erinnern, daß er sich dabei speziell auf die ventralen Nerven bezieht. Wir sind vielmehr der Ansicht, daß dorsale und ventrale Nerven als ursprünglich radiär um die Längsachse angeordnet zu betrachten sind«.

² Derselbe (l. c. S. 248) teilt den Stamm der Platoden in die beiden Klassen der *Platodaria* und *Platodinia*, und während letzterer alle cölanten Turbellarien zugeteilt werden, bilden die »*Pseudocoela*« die zweite Ordnung der ersteren, welche als »Platoden ohne Nephridien (Wassergefäße) und ohne autonomes Mesoderm, mit epidermalem Gehirn« umschrieben wird.

³ Die einzige, bis heute in der Literatur verzeichnete Notiz über das Vorhandensein eines Exkretionsorgans findet sich bei C. GRAF ATTEMS (Beitrag zur Kenntnis der rhabdocölen Turbellarien Helgolands. Wissenschaftliche Meeresuntersuchungen, N. F., II. Bd., 1. Heft. Kiel und Leipzig 1887. S. 220). Derselbe beobachtete bei einem Individuum von *Aphanostoma rhomboïdes* Jens. »eine große, halbmondförmige Vacuole im Hinterende des Körpers, die von dünnen Plasmasträngen durchzogen war. Sie pulsierte von Zeit zu Zeit und es schien mir, als öffnete sie sich durch einen Porus im Hinterende des Körpers nach außen, und wäre dann vielleicht als Wassergefäßsystem anzusehen«. Diese Beobachtung läßt jedoch zahlreiche andere Deutungen zu.

der Acölie und in dem Baue des Nervensystems genug zwingende Gründe gegeben sind, wieder auf die von ULJANIN¹ durchgeführte und auch von HAECKEL akzeptierte Einteilung der Turbellarien in die zwei Gruppen der *Acoela* und *Cochlata* zurückzugreifen, nachdem alle die verschiedenen Organisationsdifferenzen innerhalb der letzteren Gruppe zurücktreten gegenüber den erwähnten Charakteren der *Acoela*.

Phylogenie und Systematik. Einen Teil der die Acölen betreffenden systematischen Ergebnisse meiner Studienreisen habe ich schon vorläufig publiziert (Zool. Anz. XXVI. Bd. 1902). Ich werde im speziellen Teile noch ausführlicher auf dieselben zurückkommen und möchte hier nur auf die Umgrenzung der *Acoela*, sowie ihrer Familien und Gattungen eingehen.

Ich leite die heutigen Acölen von drehrunden langgestreckten Formen ab, mit einer nahe dem Vorderende senkrecht zur Hauptachse stehenden Gehirnplatte, deren Mitte durch die ihr anliegende Statocyste bezeichnet ist. Von der Gehirnplatte gingen mindestens sechs radiär um die Hauptachse verteilte gleichwertige Längsnervenstämme ab. Ihre Entwicklung war durch eine Sterrogastrula charakterisiert, die einer Scheidung des Entoderms vom Mesoderm dauernd entbehrte, so daß ein, die Elemente dieser beiden Keimblätter enthaltendes Syncytium den gesamten Raum zwischen Integument und Nervensystem erfüllte. Beiderlei Geschlechtszellen waren frei in diesem Syncytium (Parenchym) verteilt und wurden durch die, ursprünglich am Hinterende gelegene, Mundöffnung entleert.

Fraglich bleibt, welche die ursprüngliche Grundzahl der Hauptnervenstämme war, und welches der beiden heute vertretenen Lageverhältnisse der Statocyste zum Gehirn — vorn resp. oben oder hinten resp. unten — als das primäre anzusehen sei.

Als sekundäre Veränderungen des ursprünglichen Bauplanes erscheinen dagegen die Schiefstellung (von oben und hinten nach unten und vorn) der Gehirnplatte und die Durchbohrung derselben durch die Stirndrüsen sowie die mit der Herausbildung der bilateralen Symmetrie (Verlagerung des Mundes auf die Ventralfläche) einhergehenden Differenzen in der Zahl und Stärke der Längsnervenstämme.

Die organologische Vervollkommnung spricht sich aus in der Bildung eines Pharynx simplex, in der allmählichen Differenzierung des Parenchyms durch Scheidung des zentralen verdauenden² von dem,

¹ W. ULJANIN, Die Turbellarien der Bucht von Sewastopol. Syezda Russ. Est. 2. II. 1870. p. 5.

² Da bei demjenigen Parenchymtypus, bei welchem die Scheidung des zentralen vom peripherischen Parenchym an weitesten gediehen ist (*Convoluta*

die Rolle eines Stützgewebes übernehmenden peripheren Parenchymteile, in der kompakten Gruppierung der Geschlechtszellen, welche bisweilen sogar von einer Tunica propria umhüllt werden und in der Ausbildung erst einer, dann zweier Geschlechtsöffnungen und entsprechender Copulationsorgane, wie nicht minder in der Bildung der als Haftorgane dienenden Schwanzlappen und der bisher nur bei wenigen Formen beobachteten flaschenförmigen Drüsen und Giftorgane¹. Die Verschiebung des Mundes an das Vorderende mit der gleichzeitigen enormen Verlängerung des Pharynx bei *Proporus*, wie die bei *Polychoerus* vorhandene Trennung der Ovarien in je einen proximalen, als Keimstock (Germarium) und einen distalen, als Dotterstock (Vitellarium) funktionierenden Abschnitt, entfernen die genannten Gattungen weit von den hypothetischen Ausgangsformen.

concoluta), amöboide Freßzellen fehlen, so scheint deren Vorhandensein einen ursprünglichen Zustand darzustellen. Man kann denselben vielleicht dahin deuten, daß hier nur ein Teil der Entodermelemente dem Verdauungsgeschäfte oblag, während auf einer höheren Stufe sämtliche das zentrale Syncytium zusammensetzenden Elemente mit dieser Funktion betraut und damit die amöboiden Freßzellen überflüssig geworden sind. In diesem Sinne würde allerdings das Parenchym von *Haplodiscus*, wie es BÖHMIG beschreibt, durch den Mangel amöboider Freßzellen eine Zwischenstufe zwischen dem zweiten und dritten Parenchymtypus darstellen.

¹ Diese habe ich bloß von *Convoluta convoluta*, *flavibacillum*, *groenlandica* und *bimaculata* (Monogr. I. S. 61) beschrieben, von der dort gleichfalls zitierten *cincta* (*Amphichoerus cinctus*) wurde später (Turbell. v. Lesina, Zool. Anz. IX. Bd., 1886, S. 339) sichergestellt, daß es sich um paarige Bursa-Mundstücke handelt. Wenn PEREYASLAWZEWA behauptet, daß alle Arten des Gen. *Convoluta* mit der einzigen Ausnahme von *Convoluta viridis* zwei Paare Giftorgane besäßen, so findet sich dafür kein Beleg in ihrem Buche, da sie bloß bei *Convoluta paradoxa* und *hipparchia* (s. unten S. 231) die Giftorgane selbst beobachtet zu haben scheint, und ich muß annehmen, daß hier ein Mißverständnis vorliege, nachdem sie p. 26 von mir behauptet: »il a trouvé ces mêmes organes dans toutes les espèces de Convoluta«. Im übrigen stellt sie unmittelbar vor der zitierten Stelle die Sache so dar, als hätte ich die genitalen Giftorgane als »Ersatzorgane« der oralen Giftorgane bezeichnet, während ich für *Convoluta convoluta* außer dem oralen Paare zwei Paare genitaler beschrieb, und das hintere Paar dieser letzteren als das Ersatzorgan des gleichnamigen vorderen ansprach. Wenn es dann heißt: »Si GRAFF n'a pas remarqué la boulerolle de chitine«, so soll hier statt GRAFF — ULJANIN (OULIANINE oder ULYANINE, wie PEREYASLAWZEWA u. a. auch schreibt) stehen, der die Chitinspitzen übersehen hatte, während ich dieselben als erster schon 1874 (diese Zeitschrift, Bd. XXIV, S. 50, Taf. XVI, Fig. 1 u. 2) beschrieb. Die den Giftorganen sehr ähnlichen »flaschenförmigen Drüsen« kennt man bisher überhaupt bloß bei *Convoluta sordida*, für welche ich sie (*Acoela*, S. 11) beschrieben habe, während ich dann später (Monogr. d. Turbellarien, II. 1899, S. 182) auf die phylogenetische Bedeutung aller dieser Organe der Acülen hinwies.

Die als sekundäre Differenzierung zu betrachtende dorsoventrale Abplattung des Körpers — mit welcher häufig die Ausbildung einer Sinneskante verbunden ist — führte durch Benutzung der Seitenteile zum Schwimmen bei dem pelagisch lebenden Genus *Haplodiscus* zur Gestalt einer Kreisscheibe und bei *Convolula* zur Tütenform, während sie bei den kriechenden Acölen den, durch zahlreiche Übergänge mit der drehrunden Ausgangsform verknüpfen, schmalen, langgestreckten Habitus hervorbrachte, wie er am besten bei *Amphichoerus langerhansii* vertreten ist, einer Acöle, welche in Gestalt, Größe und Bewegungsart unwillkürlich an eine Süßwasserplanarie erinnert. Die Gruppe der *Acoela* wäre heute folgendermaßen zu charakterisieren.

Subclassis Acoela.

Turbellarien ohne Darmrohr, mit einem vom Mesenchym weder räumlich noch histologisch scharf abgegrenzten verdauenden Syncoelium. Der Pharynx fehlt oder ist durch eine einfache Hauteinsenkung (Pharynx simplex) vertreten. Das Gehirn entsendet drei bis sechs Paare rings um die Hauptachse verteilter Längsnervenstämmen nach hinten und trägt eine Statocyste. Hermaphroditen mit einer oder zwei Geschlechtsöffnungen.

Die Statocyste wird nur bei *Haplodiscus piger* Weldon vermißt, doch hat dieser negative Befund deshalb keine Bedeutung, weil WELDON¹ an dem frischen Materiale offenbar nicht an das Vorhandensein einer Statocyste dachte und an Schnitten die Reste einer solchen leicht übersehen werden können. Bei allen Arten scheint am Vorderende ein Paket Stirndrüsen und zwar meist auf einem scharf begrenzten kreisrunden Felde auszumünden, welches früher vielfach für den Mund gehalten wurde. In diesem Falle sind die Ausführungsgänge gewöhnlich zu einem, in Größe und Gestalt wechselnden Bündel vereint, welches auch als »Frontalorgan« bezeichnet wird. Die Hodenfollikel sind meist in den Lücken des Parenchyms zerstreut, bisweilen auch zu einer oder zwei kompakten Massen vereint. Die weiblichen Geschlechtsdrüsen bestehen meist aus einem Paare kompakter, selten in einzelne Follikel zerfallener, Ovarien und nur bei einer Gruppe (*Polychoerus*) sind dieselben in keim- und dotterbereitende Abschnitte differenziert (Germarien und Vitellarien). Der Penis ist niemals mit Chitinteilen bewehrt, wogegen die, bei manchen Gruppen

¹ W. F. R. WELDON, *Haplodiscus piger*, a new Pelagic Organism from the Bahamas. Quart. Journ. Micr. Sc., N. S. Vol. XXIX. London 1889. p. 1.

fehlende, Bursa seminalis häufig mit einem oder mehreren chitinösen »Mundstücken«¹ versehen erscheint. Exkretionsorgane sind bisher nicht gefunden worden.

Seit ich (*Acoela* S. 53) die systematische Einteilung der Acülen in die beiden Familien der *Proporidæ* und *Aphanostomidæ* neu begründete, ist zwar eine Anzahl neuer Gattungen aufgestellt, aber keine Tatsache bekannt worden, welche eine andre Umgrenzung der genannten Familien nötig machte. Doch müssen ihre Diagnosen die folgende kleine Erweiterung erfahren.

I. Familie: *Proporidæ*. *Acoela* mit einer Geschlechtsöffnung, ohne oder mit Bursa seminalis, mit Ovarien.

II. Familie: *Aphanostomidæ*. *Acoela* mit zwei Geschlechtsöffnungen, die weibliche vor der männlichen gelegen, mit Bursa seminalis, mit Ovarien oder mit Germanien und Vitellarien.

Die zu den *Proporidæ* gehörigen Arten waren schon früher von mir² durch den Besitz einer einzigen Geschlechtsöffnung genugsam von den *Aphanostomiden* getrennt, so daß nur PEREYASLAWZEWA es fertig bringen konnte, einen Teil der ersteren samt dem Genus *Nadina* ULJANIN zu *Aphanostoma* zu ziehen³. Die von mir schon früher

¹ PEREYASLAWZEWA (s. besonders l. c. p. 217) leugnet die chitinöse Beschaffenheit des Bursa-Mundstückes und bezeichnet dasselbe durchweg als »tube musculoux«.

² Monographie der Turbellarien. I. Leipzig 1882. S. 216.

³ Als ein Beispiel für die systematische Methode PEREYASLAWZEWA'S zitiere ich die ausschlaggebende Stelle (l. c. p. 210): »J'ai du classer dans le genre *Aphanostoma* le *Proporus rubropunctatus* O. Schmidt et les deux espèces du genre *Nadina* Ulyanine, parceque la structure de leur système génitale et tous les autres caractères extérieurs et histologiques de leur organisation sont tellement semblables aux caractères génériques du genre *Aphanostoma* qu'une séparation des trois genres devient impossible. Les diagnoses des ces trois genres faites par leurs auteurs sont si insuffisants, si incertains et si mal choisis, que j'étais en grand embarras de choix du nom; enfin, je me décidai pour l'*Aphanostoma*, à cause du grand nombre de représentants«. Dann lese man die an Stelle einer Genusdiagnose gegebene Beschreibung p. 206–210, die unter andern auch die folgende Ungereintheit enthält: »Mais si le pénis du genre *Aphanostoma* est par sa structure équivalent à la bourse seminalis du genre *Convoluta*, la bourse seminalis du premier genre est de son côté — ce qui est surtout singulier — extrêmement ressemblante par le caractère de ces éléments histologiques au pénis des représentants du genre *Convoluta* et n'en diffère que par ses dimensions un peu moins considérables: il suffit de comparer les fig. 30 et 25.« Daß diese beiden Nummern falsch sind (sie beziehen sich gar nicht auf *Acoela*), ist charakteristisch!

(*Acoela* S. 55) aufgestellten beiden Genera bleiben bestehen. Doch fasse ich nach dem Beispiele BÖHMIGS (l. c., S. 36) die Diagnose derselben etwas ausführlicher und ändere den Namen des Genus *Monoporus*, den internationalen Nomenklaturregeln entsprechend, in *Olocelis* Dies. Zu diesem muß auch das nov. gen. *Böhmigia* Sabuss.¹ gezogen werden, wovon sich SABUSSOW selbst hätte überzeugen können, wenn er meine Arbeit (Organ. d. Turbellaria Acoela) zu Rate gezogen hätte, in welcher ja eben auf das Merkmal des Vorhandenseins einer Bursa seminalis hin, das Genus *Monoporus* begründet worden war.

Dagegen mußte der von mir als acöle Turbellarie erkannte² *Haplodiscus piger* Weldon als neues Genus in die Familie der *Proporidae* eingereiht werden, nachdem BÖHMIG (l. c.) durch Untersuchung zahlreicher neuer Arten gezeigt hatte, daß daselbst, entgegen meiner Annahme, tatsächlich nur eine Geschlechtsöffnung und keine Bursa seminalis vorhanden sei.

Als ein viertes Genus der in Rede stehenden Familie wird sich vielleicht auch LEIPERS Genus *Aragina*³ entpuppen. Was wir bis jetzt vom Bau der parasitischen *Aragina incola* wissen⁴ gibt keinen Anhalt sie von dem ihr in der Gestalt des Körpers gleichenden Genus *Haplodiscus* zu trennen, welches ja gleichfalls keine Bursa seminalis besitzt und bei welchem (wie auch bei *Proporus* und bei *Amphichoerus langerhansii*) eine die Eier ausführende Vagina bis heute ebenfalls nicht aufgefunden werden konnte. Doch wird über die Stellung des Genus *Aragina* erst entschieden werden können, wenn einmal die demselben zugrunde liegende Species genauer beschrieben ist. Die Diagnosen der die Familie *Proporidae* bildenden Gattungen werden in Anlehnung an BÖHMIGS Vorschlag (l. c., S. 36) folgendermaßen zu lauten haben.

1. Genus: *Proporus* O. Schm. *Proporidae* ohne Bursa seminalis. Der dicht unterhalb des vorderen Körperendes gelegene Mund führt in einen langen röhrenförmigen Pharynx. Körper langgestreckt, fast zylindrisch.

¹ H. SABUSSOW, Mittheilungen über Turbellarienstudien. I. *Böhmigia maris-albi* n. g., n. sp. Zool. Anz. XXII. Bd., Leipzig 1899, S. 189 und: Beobachtungen über die Turbellarien der Inseln von Solowetzk. Trudi d. Ges. d. Naturf. an d. Universität Kasan. Bd. XXXIV, Heft 5. Kasan 1900. S. 177.

² L. v. GRAFF, Über *Haplodiscus piger* Weldon. Zool. Anz. XV. Bd. Leipzig 1892. S. 6.

³ R. T. LEIPER, On an acelous Turbellarian inhabiting the common heart urchin. Nature. Vol. LXVI. London 1902. p. 641.

⁴ L. v. GRAFF, Die Turbellarien als Parasiten und Wirte. Graz 1903. S. 29.

2. Genus: *Haplodiscus* Weldon. *Proporidæ* ohne Bursa seminalis. Der Mund liegt in der Bauchmitte oder hinter derselben, der Pharynx ist sehr kurz oder fehlt ganz. Körper scheibenförmig, abgeplattet.
3. Genus: *Otocelis* Dies. *Proporidæ* mit Bursa seminalis. Der etwa in der Bauchmitte angebrachte Mund führt in einen kurzen Pharynx. Körper langgestreckt, fast zylindrisch.

Diese bis heute bekannten Gruppen der *Proporidæ* stehen den Ausgangsformen näher als alle übrigen *Acoela*, sowohl durch den Bau ihres Parenchyms als auch durch die einfachen Verhältnisse des Geschlechtsapparates. *Proporus* hat sich von den Stammformen (s. oben S. 208) besonders durch Lage und Bau des Gehirns sowie Mundstellung und Länge des Pharynx entfernt; *Haplodiscus* durch die beginnende Komplikation des Parenchyms, Zusammendrängung der Hodenfollikel zu ein oder zwei Haufen und die Körperform. *Otocelis* hat zwar noch die Ursprünglichkeit des Parenchyms bewahrt, ist aber durch die Komplikation des Copulationsapparates, kompakte Hoden und die Tunica propria sowohl dieser, als auch der Ovarien am meisten nach der Richtung der *Turbellaria rhabdocoela* differenziert.

Was die Genera der zweiten Familie *Aphanostomidae* angeht, so ist zunächst für das zweifelhafte Genus *Nadina* wenigstens das eine sichergestellt, daß seine beiden Arten unter andre Gattungen eingereiht werden müssen. Im speziellen Teile dieser Arbeit wird der Nachweis erbracht werden, daß *Nadina sensitiva* mit *Otocelis rubropunctata* identisch sei, während *Nadina pulchella* unter die Species generis incerti eingereiht werden muß (s. unten). Das von PEREYASLAWZEWA¹ aufgestellte nov. gen. *Darwinia* wird von PEREYASLAWZEWA selbst als identisch mit der von mir² aufgelassenen Gattung *Cyrtomorpha* bezeichnet und seine Unhaltbarkeit durch die zwar sehr ausführliche, aber keine als Genuscharaktere verwendbaren Merkmale aufweisende Beschreibung³ erwiesen.

¹ l. c. p. 230.

² *Acoela*, S. 53.

³ Dieselbe umfaßt p. 230—238. Ihr Inhalt läßt sich mit den Worten der Verfasserin (p. 234) geben: »En comparant la destruction (soll description heißen) précédente avec cette (soll celle heißen) de la Convoluta et (soll il heißen) est facile de voir le peu de différence qu'existe entre les deux genres dans les points principaux de leur diagnose; toute la dissemblance se réduit à quelques détails extérieurs du corps; le reste est non seulement analogue, mais presque identique«.

In meiner Neubearbeitung der *Acoela* 1891 habe ich demnach mit Recht die Genera *Nadina* und *Cyrtomorphu* eingezogen und nur für die damals unter dem Namen *Convoluta cinerea* bekannte Form das nov. gen. *Amphichoerus* geschaffen, als es sich herausgestellt hatte, daß die beiden Chitinstachel nicht zu Giftorganen gehören, sondern Bursamundstücke darstellten. Die Charakteristik dieser neuen Gattung lautete: »Bursa seminalis mit zwei symmetrisch gestellten Chitinmundstücken« und schien damit genügend scharf von den übrigen Gattungen der Aphanostomiden geschieden. Dagegen konnte die Berechtigung des seither von MARK¹ aufgestellten und mit dem Vorhandensein zahlreicher (6—50) Bursamundstücke charakterisierten Genus *Polychoerus* deshalb zweifelhaft erscheinen, weil MARK selbst (S. 309) darauf hinwies, daß das von mir beobachtete gelegentliche Vorkommen »überzähliger« Mundstücke bei *Amphichoerus cinereus* die Grenzen zwischen diesen beiden Gattungen verwische, wie denn auch mit dem Nachweise zahlreicher Bursamundstücke bei den bisher als *Aphanostoma virescens* und *Convoluta langerhansii* bekannten Arten² der Wert dieses Charakters illusorisch wurde. So hätte das Genus *Polychoerus* wieder aufgegeben werden müssen, wenn nicht GARDINER³ den Nachweis erbracht hätte, daß *Polychoerus caudatus* im Baue der weiblichen Geschlechtsdrüsen insofern einen bisher für die *Acoela* neuen Typus darbiete, als bei dieser Form eine Scheidung in Keimstücke und dotterbereitende Organe vorliegt. Letztere als »Vitellarien« bezeichnete Organe werden von GARDINER als »differentiated portion of the oviduct« betrachtet, doch ist dieser Auffassung entgegenzuhalten, daß die Vitellarien von einer Membran umgeben sind, während die Keimlager einer solchen entbehren⁴, wie es denn überhaupt noch fraglich ist, wie die Keimzellen (»Ovarialeier«) in das Vitellarium hineingelangen. Wären die keim- und dotterbereitenden Teile des weiblichen Apparates von einer gemeinsamen Hüllmembran umschlossen, dann müßten wir sie als Keimdotterstücke

¹ E. L. MARK. *Polychoerus caudatus* nov. gen. et nov. spec. LEUCKART-Festschrift. Leipzig 1892. S. 300.

² Vorl. Mitteil. Rhabd. II. S. 121.

³ E. G. GARDINER, The growth of the ovum, formation of the polar bodies, and the fertilization in *Polychoerus caudatus*. Journ. of Morphol. Vol. XV. 1898. p. 79.

⁴ Die prinzipielle Bedeutung des Vorhandenseins oder Fehlens einer Hüllmembran ist allerdings nicht hoch zu veranschlagen angesichts der Tatsache, daß bei *Amphichoerus langerhansii* (s. unten S. 238) die Hodenfollikel keine Membran besitzen, während dem Vas deferens eine solche zukommt.

(Germo-Vitellarien) bezeichnen, dem derzeitigen Stande unserer Kenntnisse scheint aber besser Rechnung getragen, wenn wir hier von einer Differenzierung des Ovariums in Germarien und Vitellarien sprechen, welche gegenüber andern mit getrennten Keim- und Dotterstücken versehenen Turbellarien nur die Besonderheit darbieten, daß beiderlei Teile nicht neben, sondern hintereinander liegen, so daß der Dotterstock gleichzeitig die Funktion eines Oviductes übernehmen konnte.

Wie immer auch dieses Verhältnis aufgefaßt werden möge, stets wird die hier vorliegende Differenzierung der weiblichen Geschlechtsdrüsen wichtig genug erscheinen, um daraufhin *Polychoerus* generisch von *Amphichoerus* zu trennen.

Die Einteilung der Familie *Aphanostomidae* stellt sich sonach folgendermaßen dar.

1. Genus: *Aphanostoma* Örst. *Aphanostomidae* mit Ovarien und mit einer des chitinösen Mundstückes entbehrenden Bursa seminalis. Körper zylindrisch oder plan-konvex.
2. Genus: *Convoluta* Örst. *Aphanostomidae* mit Ovarien und einem chitinösen Bursamundstück. Körper meist abgeplattet mit oft tütenförmig einschlagbaren Seitenteilen.
3. Genus: *Amphichoerus* Graff. *Aphanostomidae* mit Ovarien und zwei oder mehreren chitinösen Bursamundstücken. Körper dorsoventral komprimiert, Seitenteile nicht einschlagbar.
4. Genus: *Polychoerus* Mark. *Aphanostomidae* mit Germarien und Vitellarien und zahlreichen chitinösen Bursamundstücken. Körper abgeplattet mit einem oder mehreren fadenförmigen Schwanzanhängen.

Von diesen vier Gattungen stellt *Aphanostoma* ohne Zweifel die niederst organisierte dar, während die andern drei durch die nur bei den Acölen zu findende Art der Bewehrung ihrer Bursa seminalis sowie auch durch ihre organologische Differenzierung die höchsten Stufen der Acölenorganisation repräsentieren. Als die artenreichste und die verschiedensten Gestalten umschließende Gruppe erscheint das Genus *Convoluta*.

Spezielles.

Proporus venenosus venenosus (O. Schm.) Taf. XIII, Fig. 30 u. 31.

So benenne ich die weitverbreitete hellgelbliche Form des *Proporus venenosus* im Gegensatze zu der bisher bloß in Neapel

gefundenen schwarzpigmentierten Form (Monogr. Turbell. I., S. 219), welche als Subspecies *Proporus venenosus violaceus* unterschieden werden soll.

Die wenigen von mir im September in der Panajotbucht von Sewastopol gefundenen Exemplare zeigen bemerkenswerte Eigentümlichkeiten. Das größte Exemplar hatte eine Länge von 1,5 mm und alle entbehrten des Hauptpigmentes, so daß ein gelblicher Ton bloß durch die im Vorderkörper enthaltenen spärlichen Pigmentzellen hervorgerufen wurde. An Rhabditen waren mehrere Formen vorhanden: 1) kleine kugelige bis eiförmige von 0,002 mm Länge (Fig. 30 *a*), 2) nadelförmige (*b*), 3) bis 0,016 mm lange spindelförmige (*c*) und 4) die schon bekannten bis 0,03 mm langen, schwach gebogenen und scharf zugespitzten (*d*). Die beiden letztgenannten Formen überwiegen und finden sich beide in denselben Bildungszellen (Fig. 31), deren Länge bis 0,032 mm erreicht. Eine andre auffällende Besonderheit lag in der geringen Größe der Augen, die sowohl in bezug auf ihren schwarzen Pigmentbecher als ihre Linse nur etwa $\frac{1}{3}$ der Größe besitzen, wie sie von ULJANIN gezeichnet wird und überdies auch (bei ungequetschten Exemplaren) viel näher zu den Seitenrändern angebracht sind. Es liegt hier also ein Seitenstück zu den von mir bei *Hypporhynchus penicillatus* (O. Schm.) beobachteten Verhältnissen vor (Monogr. Turbell. I., S. 341).

Otocelis rubropunctata (O. Schm.) Taf. XIII, Fig. 8—17.

Proporus rubropunctatus O. Schm. muß, nachdem er aus dem Genus *Proporus* ausgeschieden wurde, dessen Name der älteren Species dieser Gattung verblieben ist, den Gattungsnamen *Otocelis* erhalten, welchen DIESING 1862 für die vorliegende Art statuierte (MAHRENTHAL). Mit derselben ist identisch die »Neapler Acoele« REPIACHOFFS, wie aus der Vergleichung der von letzterem gegebenen Beschreibung¹ mit meiner letzten Darstellung (*Acoela*, S. 57) unzweifelhaft hervorgeht. Ferner habe ich mich davon überzeugt, daß auch *Nadina sensitiva* Ulj. hierher gehört, wie durch die Mitteilung meiner in Sewastopol gemachten Aufzeichnungen am besten bewiesen wird.

Mein Material stammte von einer in der Höhe der Panajotbucht (Sewastopol) verankerten Boje. Brachte ich ein Stück des mit Ulven vermischten *Mytilusrasens* von derselben in ein Aquarium, so sammelten sich bald an der dem Lichte abgewandten Seite an der

¹ Zoolog. Anzeiger. VIII. Bd. 1885. S. 272.

oberen Wassergrenze Hunderte von Exemplaren dieser sehr lebhaften Turbellarie an. Die meisten waren etwa 0,5 mm lang, farblos und nur im zentralen Parenchym schwach gelblich oder grünlichgelb (Fig. 8 *cb*). Bei auffallendem Lichte (Fig. 11) farblos, erschienen auf schwarzem Grunde Stirndrüse (*sd*), Gehirn (*g*), Ovarien (*ov*), Bursa seminalis (*bs*) und Samenblase (*rs*) weiß, der Rest namentlich in den Enden des Körpers pellucid. Der Körper ist dorsal stark gewölbt, ventral abgeflacht, das Hinterende in freier Bewegung (Fig. 11) in ein mit Klebzellen versehenes Schwänzchen ausgezogen, das Vorderende je nach dem Kontraktionszustande bald quer abgestumpft, bald abgerundet und dementsprechend präsentieren sich auch die seitlichen Augen (Fig. 8—10 *au*) bald von der Fläche als aus mehreren Pigmentzellen zusammengesetzt, bald im Profil als feine Randlinien. Die Mündung der Stirndrüse (*sdm*) ist ziemlich scharf begrenzt, die bekannten Rhabditen und Rhabditenzellen sind am reichlichsten im ersten Viertel des Körpers enthalten. Der Mund (Fig. 8 *m*) erscheint bald von querovalen Umriß bald als Längsspalte und die Raschheit, mit der diese Veränderung auftritt, zeigt, daß die Form der Mundöffnung keinen spezifischen Wert hat. Sie liegt hier im Ende des ersten Drittels und ein Vergleich mit der von mir (*Acoela*, Taf. IX, Fig. 5) gegebenen Abbildung eines Längsschnittes zeigt, daß bei der Konservierung der Hinterleib sich stärker kontrahiert als das Vorderende und der Mund dadurch weiter nach hinten zu liegen kommt, als beim lebenden Tiere.

Die beiden Ovarien erstrecken sich mit ihrem Vorderende (*ov*) bis vor den Mund, die Hoden (*te*) gehören größtenteils der Umgebung der Statocyste an und man kann aus ihrer lockeren Verteilung im Quetschpräparate nicht erkennen, daß sie kompakte seitliche Massen bilden — ein Umstand, der zur Vorsicht mahnt bei der Deutung der Befunde an lebendem Materiale. Die reifen Eier haben einen Durchmesser von 0,1—0,12 mm, sie besitzen ein feinkörniges, farbloses Plasma und eine feine strukturlose Membran. Ich habe die Ablage der Eier beobachtet. Sie erfolgt gesellschaftlich von mehreren Individuen zugleich, welche flache, aus einer wasserklaren, gelatinösen Substanz bestehende Kuchen produzieren, in welchen 50 und mehr Eier in einer Schicht ausgebreitet sind (Fig. 12). Aus der großen Zahl der Eier allein geht schon hervor, daß diese binnen kaum einer Viertelstunde zustande kommenden Gelege von mehreren Individuen herkommen. Die die Eier zusammenhaltende Substanz ist wahrschein-

lich das Produkt der von mir (*Acocla*, Taf. IX, Fig. 5 *ad*) beschriebenen Atriumdrüsen.

Die natürliche Lage der Copulationsorgane ist die in Fig. 8 gezeichnete, doch verschieben sich Bursa seminalis (*bs*) und Samenblase (*es*) im Leben oft so stark, daß das Bursamundstück (Fig. 14 *ch*) oft nach vorn sieht und man dann, besonders wenn die Vagina (Fig. 13 *va*) nicht sichtbar ist, zur Vermutung kommen kann, man hätte es mit getrennten Geschlechtsöffnungen zu tun. Die Bursa seminalis enthält bisweilen neben den Spermatozoen noch Tröpfchen eines fettglänzenden Sekrets (Fig. 14 *s*), der Ductus ejaculatorius (*de*) nimmt je nach dem Kontraktionszustande sehr verschiedene Gestalt an und die Penisspitze (Fig. 15 *pe*) erscheint bisweilen mit starkglänzenden Sekrettröpfchen besetzt.

Das Bursamundstück ist viel schlanker als bei den *Convoluta*-Arten, ein zierliches, wasserklares, geringeltes, gerades Röhrchen von 0,024 mm Länge und etwa 0,004 mm Breite, am kräftigsten an seiner Basis und mit gegen die Mündung allmählich abnehmender Dicke seiner Wandung (Fig. 16).

Die reifen Spermatozoen (Fig. 17) sind bis 0,12 mm lang und viel schlanker als ich sie seiner Zeit (Monogr. Turbell. I., Taf. I, Fig. 11 *d*) abgebildet habe, der Kopfteil länger als in der erwähnten Figur und in der Dicke nicht so stark vom Schwanzteile verschieden. Es geht daraus hervor, daß jener früheren Abbildung keine ganz reifen Spermatozoen zugrunde lagen, und es wird damit auch leichter erklärlich, daß ULJANIN die Spermatozoen von *Nadina sensitiva* (l. c., tab. I, fig. 6) als einfache Fäden zeichnen konnte. Falls übrigens noch ein Zweifel an der Berechtigung meiner Identifizierung der genannten Species mit *Otocelis rubropunctata* übrig bleiben sollte, so kann derselbe durch einen Vergleich der Abbildungen dieser beiden Species, wie PEREYASLAWZEWA (l. c., *Aphanostoma rubropunctata* tab. I, fig. 3 und *Aphanostoma sensitiva* tab. II, fig. 11) sie gibt, behoben werden. Man sieht da sofort, daß es sich bloß um verschiedene Kontraktionszustände eines und desselben Tieres handelt.

Aphanostoma diversicolor Örst.

Ich habe diese Species in Bergen zwischen der Biologischen Station und Laksevaag häufig gefischt. Die prachtvoll purpurnen Pigmentzellen waren meist nur im Vorderende zu sehen und die ebendasselbst vorhandenen gelben enthielten wenigstens zum Teil das Pigment ebenso in gelöstem Zustande wie erstere. Daneben fanden

sich häufig bräunliche, in durchfallendem Lichte violett irisierende, Konkrementhäufchen¹ im ganzen Körper verteilt. Auch in Sewastopol fand ich diese Art zwischen den Ulven vor der Station häufig.

***Aphanostoma rhomboides* (Jens.) Taf. XI, Fig. 11—20.**

Sowohl bei Bergen (Puddefjord bis Solheimsvik, Follesø auf Askö) als bei Alexandrowsk (Jekaterinhafen, Pala Guba) eine überaus häufige Form. Durch die Untersuchung zahlreicher Exemplare bin ich zur Überzeugung gekommen, daß die geringfügigen, meist bloß Form und Farbe betreffenden Unterschiede, welche diese Species JENSENS² von seinem *Aphanostoma elegans*³ trennen sollten, auf größere oder geringere Menge des Pigments, Kontraktionsverhältnisse und Art der Nahrung zurückzuführen seien, während junge Exemplare dem von demselben Autor aufgestellten *Mecynostomum agile*⁴ gleichen. Noch mehr als aus meiner vorläufigen Mitteilung⁵ wird die Richtigkeit meiner Auffassung durch Vergleich der Abbildungen bewiesen werden.

Meine größten 1,5 mm langen Exemplare stammen von Pala Guba. Der Körper ist unten flach, oben schwach gewölbt, die Fortbewegung ein stetiges, ziemlich rasches Kriechen, das bisweilen plötzlich unterbrochen wird um sich mit dem Schwanzende (Fig. 14 *a*) festzuheften und mit dem konisch vorgestreckten Vorderende (*b*) umherzutasten. Im freien Kriechen hat das Tier die in Fig. 11 abgebildeten Umrisse: in der Mitte der Länge sanft eingebuchtet, vorn konisch zugerundet, hinten mit einem warzenförmigen, ventralwärts mit Klebzellen besetzten Schwänzchen versehen. Bei der Festheftung (Fig. 12) und im Quetschpräparate erscheint das Schwanzende quer abgestutzt, mit vorstehenden Klebzellen garniert und vom Körper abgesetzt. Die seichte Einschnürung an der Schwanzbasis (vgl. auch Fig. 16—18) verstreicht bisweilen, worauf dann das Schwänzchen wieder plötzlich vorgestoßen und der Unterlage angepreßt wird. Auf

¹ Ich werde in den folgenden Beschreibungen diese bisher auch als »Kristalloide« bezeichneten Körperchen einfach Konkreme nenne, um den Unterschied zwischen ihnen und den Kristalloiden der Rhabdocölen im Namen auszudrücken (vgl. GRAFF, Turbellarien als Parasiten und Wirte. Graz 1903. S. 56—58).

² O. S. JENSEN, Turbellaria ad litora Norvegiae occidentalia. Bergen 1878. p. 23. tab. I, fig. 1—3.

³ Ebendasselbst p. 25. tab. I, fig. 9—11.

⁴ Ebendasselbst p. 31. tab. I, fig. 22—24.

⁵ Vorl. Mitteil. über Rhabdocölen. II. Zool. Anz. XXVI. Bd. 1902. S. 110.

schwarzem Grunde ist der Körper durchscheinend, besonders die beiden Enden, am wenigsten die hinter der Stirndrüse (*sd*) gelegene Partie, vermöge der hier stärker angehäuften Konkreme (kr), die ebenso wie Stirndrüse, Ovarien (*ov*), Bursa seminalis (*bs*) und Samenblase (*rs*) weiß erscheinen. Bei auffallendem Lichte kommt nur die von der Nahrung abhängige Farbe des Parenchyms (*cp*) zur Geltung, sie ist dort, wo Crustaceen und deren Eier gefressen werden, gelblich oder rötlich gelb (so meistens in Bergen und Pala Guba), während die in Ebetümpeln mit Diatomeen, Algen und pflanzlichem Detritus sich aufhaltenden Exemplare (nächste Umgebung der Station Alexandrowsk) vollgepfropft von Diatomeen sind und viele gelbe Tropfen oder blaugrüne und olivengrüne Massen enthalten (vgl. JENSENS fig. 9). Je mehr Nahrungsobjekte der Körper enthält, desto weniger erscheint das Parenchym vacuolisiert. Die Haut ist stets farblos, das Parenchym enthält Zellen mit körnigem gelbem Pigment, welche besonders reichlich in der Umgebung der Statocyste angehäuften (Fig. 12 *pv*) und bis in die Genitalregion verteilt sind (*pv*). Doch wechselt die Menge dieser Pigmentzellen außerordentlich. Ähnlich verteilt sind die zellenartigen Konkremenhäufchen (*kr*), welche in durchfallendem Lichte bräunlich erscheinen und aus stark lichtbrechenden, in lebhafter Molekularbewegung befindlichen Körnchen bestehen. Es sind dies die von JENSEN in seiner figur 1 mit *b* bezeichneten Körperchen, deren Verteilung meist die in Fig. 12 gezeichnete ist: dicht beisammen in einer Querzone hinter der Statocyste, von welcher sich bei zahlreicherer Anhäufung derselben jederseits lateral von den Ovarien ein Streifen bis hinter die Körpermitte herabzieht (Fig. 11 *kr*). Zu seiten der Copulationsorgane fehlen sie meist gänzlich, desgleichen vor der Statocyste.

Die spindelförmigen, höchstens 0,008 mm langen, beiderseits scharf zugespitzten Rhabditen sind, meist zu 0,012—0,016 mm langen Paketen von 2—5 vereint, über den ganzen Körper verteilt. Sie ragen vielfach zur Haut hervor und zeigen besonders auf der Bauchseite die Tendenz zur Anordnung in kurzen Reihen, welche, bei der Kontraktion des Mundes und der Geschlechtsöffnung gegen diese konvergierend, sich hier bisweilen derart schneiden, daß die von JENSEN (fig. 3) als charakteristisch angesehenen rhombischen Maschen zustande kommen. Die größten Rhabditen machten den Eindruck, als ob sie eine feine zentrale Nadel enthielten (vgl. auch JENSENS fig 3 *), doch konnte ich darüber nicht völlige Sicherheit erlangen.

Augen fehlen. Die Stirndrüsen (*sd*) münden auf einem scharf-

umschriebenen Felde (*sdm*). Der Statolith (*ot*) ist schüsselförmig, wovon man sich oft erst durch Wälzen der Statocyste überzeugt, der Rand der Schüssel radiär gefaltet, welche Faltung sich als feine Streifung bis an eine im Zentrum der Schüssel befindliche Nabe fortsetzt, welche letztere bei minder genauem Zusehen leicht als Zentralkorn genommen werden könnte. Der meist als querovale Öffnung erscheinende Mund (*m*) liegt bei völliger Ausstreckung des Körpers etwas vor der Mitte. Die Hodenfollikel erstrecken sich bis vor die Statocyste zu seiten der Stirndrüsen, die beiden Ovarien (*ov*) beginnen hinter der Statocyste und die ihr caudales Ende bildenden größten Eier (*ov*) haben einen Durchmesser von 0,2 mm und sind ganz farblos. Die reifen Spermatozoen (Fig. 13) besitzen einen feinen granulösen Zentralfaden und schmale, parallele, hyaline Säume, welche hinten ein mehr als doppelt so langes Stück des Zentralfadens frei lassen als vorn, eine Form, welche schon nach den von JENSEN gegebenen Abbildungen (fig. 11 und 24) zu vermuten war. Von den Geschlechtsöffnungen liegt die weibliche (Fig. 12 ♀) im Beginne des letzten Achtels der Körperlänge, die männliche (♂) sehr nahe dem Hinterende. Die Bursa seminalis zerfällt im gefüllten Zustande in zwei Abschnitte, ein kugeliges, dünnwandiges Samenreservoir (*bs*) und eine ebenso gestaltete, aber mit einer dicken, hellen Muscularis versehene und von Drüsenepithel ausgekleidete Blase (*bs₁*), welche als der Ausführungsgang des Samenreservoirs erscheint und fast unmittelbar in die Geschlechtsöffnung übergeht. Das Samenreservoir wechselt in Größe und Gestalt je nach seinem Füllungszustande und dem Drucke des Deckgläschens. JENSEN hat es überhaupt nicht gesehen, sondern nur den kugeligen Ausführungsgang, welcher in seiner fig. 2 (wie auch ich dies beobachtet habe) durch zu starke Kompression seinen Inhalt bruchsackartig (bei *g*) seitlich vorgetrieben hatte. In Fig. 20 ist die durch Zerquetschen eines Tieres isolierte Bursa seminalis dargestellt, bei welcher das Verhältnis des Ausführungsganges (*bs₁*) zum Samenreservoir (*bs*) deutlicher in die Augen springt, als in Fig. 12. Das männliche Copulationsorgan besteht aus einer, meist kugelig erscheinenden, Samenblase (*vs*) und einem schlanken, zylindrischen, von kleinen Zellen ausgekleideten Penis (*pe*), der im Ruhezustande in seiner muskulösen Penisscheide (*ps*) zurückgezogen ist, welche genug Raum bietet, um ihm Bewegungen und Umkrümmungen mit der Spitze nach vorn (vgl. auch JENSEN) zu gestatten. Soll der Penis vorgestoßen werden, so kontrahiert sich der Schwanzteil und setzt sich (Fig. 18 bei *) schärfer als sonst vom Körper ab,

die Geschlechtsöffnung verschiebt sich an die Spitze des Schwanzes (Fig. 17) und schließlich wird der Penis in seiner ganzen Länge vorgestreckt (Fig. 18). Anderseits kann der Penis auch ganz in die Samenblase eingezogen oder vielmehr eingestülpt werden, wie dies Fig. 19 darstellt. Wie die Form des Samenreservoirs der Bursa seminalis, so wechselt auch jene der Samenblase, indem sie bald kugelförmig, bald quer ausgezogen, bald zweilappig erscheint (vgl. auch Fig. 12, 18, 19 *rs*). Ich mußte viele Exemplare untersuchen, um über die in Fig. 12 dargestellte normale Lage der Copulationsorgane ins klare zu kommen. Während bei dieser die Ausführungsgänge nach hinten gerichtet sind, entsprechend der schief von oben und vorn nach hinten und unten orientierten Lage im Körper, können die ausführenden Teile durch die Samenbehälter verdeckt und letztere seitlich verschoben erscheinen.

Junge Exemplare (Fig. 15) enthalten massenhafte fettglänzende Tröpfchen (*tr*), besonders zahlreich im Vorderkörper, während weiter nach hinten große Vacuolen im Parenchym auftreten und die Masse der Tröpfchen abnimmt. In auffallendem Lichte ist deshalb bloß das Vorderende weiß, der Rest des Körpers dagegen glasartig durchsichtig. Mit zunehmender Größe wird zuerst das »Frontalorgan« deutlich, es beginnt die Bildung des gelben Pigments in der Umgebung der Statocyste und damit die Entwicklung der Geschlechtsdrüsen. Solche Exemplare sind von JENSEN als *Mecynostomum agile* beschrieben worden. Bei weiterem Wachstum schwinden die Tröpfchen, die Vacuolisierung nimmt ab und es treten die Konkreme auf.

Diese Art lebt mit Vorliebe auf dem Grunde der Ebbetümpel und seichter Meeresstellen und verkriecht sich im Bodensatz der Aquarien.

Ich habe in Sewastopol keine *Acoele* gefunden, die ich auf *Nudim pulchella* ULJANIN (l. c., p. 5, tab. I, fig. 1–4) oder auf das von PEREYASLAWZEWA (l. c., p. 212, tab. I, fig. 2, tab. VIII, fig. 51 *a–g*, tab. XIV, fig. 101–107) unter dem gleichen Speciesnamen beschriebene *Aphanostoma* hätte beziehen können. Die Identität dieser beiden Formen ist durch nichts wahrscheinlich gemacht, und es ist für dieselben auch nicht einmal Gattung und Familie sichergestellt. Dies ist weniger befremdend bei der ULJANINSchen Art, von welcher bloß ein Habitusbild vorliegt, als bei der durch so viele Abbildungen illustrierten Art PEREYASLAWZEWA, welche nach deren Angabe bisweilen zu Tausenden gefunden wird. Weder in der Charakteristik

des Genus *Aphanostoma*¹ noch in der speziellen Beschreibung ihres »*Aphanostoma pulchella*« ist etwas über die Zahl der Geschlechtsöffnungen dieser Form gesagt und hinsichtlich der Copulationsorgane heißt es p. 213: »La figure 2, qui représente cet (i. e. das männliche) organe, ainsi que celui de l'organe sexuel féminin donne une idée plus définie, que ne peut le faire la description la plus détaillée.« Aus dieser Figur ist aber weder zu ersehen, ob es sich um eine oder zwei Geschlechtsöffnungen handelt, noch ob ein chitinoses Mundstück der Bursa seminalis vorhanden ist oder nicht. Nur die Existenz der letzteren ist sichergestellt, alles andre ist ungewiß, ja es berechtigt der von PEREYASLAWZEWA beschriebene Pharynx bulbosus (p. 128, fig. 51 c und f) zu dem Verdachte, daß diese Art überhaupt nicht zu den Acölen gehöre.

Convoluta convoluta (Abildg.).

Exemplare dieser am längsten bekannten Acöle (*Planaria convoluta* Abildgaard, 1806), welche bisher mit dem Namen *paradora* bezeichnet wurde, fand ich in Pala Guba bei Alexandrowsk, Strudshavn und Follesö auf Askö, Windnäspollen auf Sartorö, Puerto Orotava und Sewastopol, an letzterem Orte solche ohne und mit Konkrementen in mannigfaltigster Anordnung, ferner Exemplare, bei welchen die roten Pigmenttöpfe des Epithels vollkommen fehlten.

Convoluta uljanini n. sp. Taf. XIII, Fig. 18—20.

An dem Eingangs erwähnten Fundorte vor dem St. Georgskloster bei Sewastopol im Sande einer Tiefe von etwa 16 m fand ich eine, in ihrer Organisation an *Convoluta convoluta* erinnernde Art, die aber von derselben in der Körperform und Pigmentierung auffallend abweicht. Von 0,5—1 mm Länge hat sie, lebhaft umher schwimmend, die in Fig. 19 gezeichnete Gestalt: vorn zu einem breit abgerundeten Kegel verschmälert, hinten in ein stumpfes Schwänzchen ausgehend, dorsal stark konvex, ventral abgeplattet, einschlagbare Seitenteile fehlend. Schwach komprimiert bietet sie die in Fig. 18 gezeichnete Form. Ihre Färbung wird bedingt durch schmutziggelbe bis olivengrüne Pakete 0,004 mm langer Pigmentstäbchen, die, nach innen auseinander weichend oder eine feine Spitze bildend, mit ihrem stumpfen und stets den dunkelsten Farbenton aufweisenden äußeren Ende meist etwas über die Haut vorragen (p). Dieselben sind bis-

¹ Siehe oben S. 213 Anm. 3.

weilen in solchen Massen angehäuft, daß das Tier dem unbewaffneten Auge schwärzlich-grün erscheint. Zwischen den Stäbchen finden sich überdies kleine Häufchen eines körnigen braungelben Pigments (*pi*) verteilt. Außerdem enthält die Haut noch spindelförmige, an beiden Enden gleichmäßig zugespitzte 0,008—0,01 mm lange Rhabditen und bis 0,02 mm lange ovale Pakete von solchen. Der Statolith ist schüsselförmig. Die Spermatozoen (Fig. 20) sind 0,024 mm lange Fäden, die vorn rasch zugespitzt, hinten allmählich in einen feinen langen Schwanzteil übergehen. Die beiden gelben Augenflecken (*au*) liegen beim gestreckten Tiere nur wenig vor der Statocyste (*ot*).

Eine ähnliche Pigmentierung beschreibt PEREYASLAWZEWA bei ihren *Darwinia*-Arten *Darwinia albomaculata* und *variabilis* und ich würde diese beiden, auch untereinander sehr ähnlichen Convoluten für identisch mit der vorliegenden Form halten, wenn die von PEREYASLAWZEWA gezeichnete Körperform (tab. II, fig. 9 und 10) nicht so auffallend verschieden wäre. Denn das Vorhandensein oder Fehlen der durch Konkreme hervorgegerufenen weißen Flecken kann nach meinen Erfahrungen ebensowenig einen Speciesunterschied begründen wie die von PEREYASLAWZEWA zur Unterscheidung herangezogenen geringen Differenzen in der Länge des Bursamundstückes (s. sub *Convoluta confusa*, *sordida* und *hipparchia*).

Convoluta schultzei O. Schm.

PEREYASLAWZEWA erwähnt zwei bei Sewastopol vorkommende grüne *Convoluta*-Arten, *Convoluta schultzei*¹ als sehr häufig auf fadenförmigen grünen Algen und *Convoluta viridis* n. sp.² Von der ersteren wird nichts als die weißen Konkrementflecken beschrieben und im übrigen gesagt, daß sie »ne diffère absolument en rien de toute autre espèce de *Convoluta* et surtout de *Convoluta paradoxa*«. Die Beschreibung der zweiten enthält aber ausnahmsweise viele tatsächliche Angaben, welche im Verein mit den Abbildungen keinen Zweifel darüber zulassen, daß es sich um *Convoluta schultzei* O. Schm. handelt, wie ich sie (*Acoela*, S. 63) umschrieben habe. Ja, wenn PEREYASLAWZEWA in ihrem Werke nicht so konsequent den Standpunkt verträte, von meiner zwei Jahre vor ihrem Buche erschienenen »Organisation der *Turbellaria Acoela*« nichts zu wissen, so könnten

¹ p. 225.

² p. 229, tab. I, fig. 7 (»paquet des bâtonnets«), 7a—c (Zoochlorellen), 7B »appareil mâle de cette esp.«, tab. II, fig. 15 (Habitusbild, ohne jede Buchstabenbezeichnung!).

ihre Abbildungen beinahe den Verdacht erwecken, daß dieselben schlechte und in ihren Stil übersetzte Kopien meiner dort (Taf. VII) gegebenen Figuren seien. Ich will damit bloß sagen, wie sicher die Identität der *Convoluta viridis* Pereyasl. mit *Convoluta schultzei* O. Schm. ist, während ja die Annahme einer faktischen Kopierung schon durch die Irrtümer in der Bezeichnung der betreffenden Abbildungen ausgeschlossen erscheint, indem PEREYASLAWZEWA's »paquet des bâtonnets« höchst wahrscheinlich die Bildungszelle einer Sagittocyste (vgl. *Acoela*, Fig. 8), der »appareil mâle« aber gewiß nichts anderes ist als das Bursamundstück (vgl. *Acoela*, Fig. 16).

Ich selbst habe die echte *Convoluta schultzei* O. Schm. (= *Convoluta viridis* Pereyasl.) in Sewastopol nicht gefunden. Dagegen fand ich außerordentlich häufig eine andre mit Zoochlorellen behaftete *Convoluta*, welche höchstwahrscheinlich das Urbild der von PEREYASLAWZEWA als *Convoluta schultzei* bezeichneten Form ist, indem sie sich auf den ersten Blick durch ihre an *Convoluta convoluta* erinnernde Gestalt von den bisher bekannten grünen Convoluten unterscheidet. Ich nenne sie

Convoluta confusa n. sp. Taf. XIII, Fig. 1—7.

Ich erhielt dieses Tier in Massen von den Zosteren der Panajot- und der Striletzky-Bucht. Die größten Exemplare hatten in ruhigem Kriechen eine Länge von 1,6 mm, man findet sie ebenso wie die formverwandte *Convoluta convoluta* häufig im Wasser schwimmend und die eleganten Bewegungen wie das saftige Gelbgrün ihrer Zoochlorellen machen sie zu einer der schönsten und charakteristischsten Arten von Sewastopol. Ungequetscht (Fig. 1) erscheint der Körper sehr schlank mit seinem allmählich ausgezogenen Hinterende und der sanften Verschmälerung des Vorderkörpers, welche von der weiblichen Geschlechtsöffnung (♀, der Gegend der größten Breite) beginnt. Das Vorderende ist quer abgestutzt, am Mündungsfelde der Stirndrüsen (*sdm*) etwas eingebuchtet und mit seitlichen Öhrchen (*ö*) versehen, die bisweilen (Fig. 2) noch stärker hervortreten, aber auch ganz schwinden können (Fig. 3). Die Öhrchen bezeichnen die Einschlagsstelle der Seitenteile des Körpers, die jedoch (*r, r*) die Mitte des Bauches freilassen. Wie der flache Körper aussieht, wenn die Seitenteile ganz oder nahezu ganz ausgebreitet sind, ist aus Fig. 4 ersichtlich. Die Grundfarbe wird durch die, einzeln meist 0,012—0,02 mm breiten, aber auch in Häufchen von fünf bis sechs vereinten Zoochlorellen bedingt, deren Anordnung oft deutlich die beiden

dorsalen Längsnervenpaare (üblich wie bei andern algentführenden Aeolen z. B. Taf. XI, Fig. 6) markiert. Daneben sind kleine orangefarbene Pigmentstäbchen (*pl*) zu Häufchen vereint, in der Haut des ganzen Körpers verteilt und als drittes, aber sehr inkonstantes und in der Art seiner Verteilung außerordentlich wechselndes Element der Färbung erscheinen die Konkrementanhäufungen, welche die bekannten, in auffallendem Lichte weißglänzenden und in durchfallendem Lichte opaken Flecken und Bänder erzeugen. Sie liegen unterhalb des Epithels, wie man an den Seitenrändern (*kr*) sehen kann, und haben hier zumeist die Form verästelter Pigmentzellen (*kr'*), welche in größerer Menge nur zwischen Statolith (*ol*) und Mund (*m*) angehäuft sind, aber sowohl hier wie im übrigen Körper die Tendenz zur Bildung eines Medianstreifens zeigen. Manchmal kommt es wirklich zur Ausbildung eines solchen, wie auch zu ein bis zwei Querbändern, besonders in der Gegend vor dem Munde. Die Haut enthält stäbchenförmige Körperehen von 0,004—0,006 mm Länge teils einzeln teils in Päckchen von 3—20 über den ganzen Körper verbreitet. Die Stirndrüsen sind deutlich bis zum Gehirn zu verfolgen (*sd*), der Statolith ist schüsselförmig und entbehrt der Nebensteinchen, die beiden nur wenig über der Höhe der Statocyste (*ol*) angebrachten Augenflecken (*au*) bestehen aus rotgelben Körnchen, die in durchfallendem Lichte bisweilen schön violett-rot irisieren.

Der Mund (*m*) ist von der Statocyste etwas weiter entfernt als diese vom Vorderende und kommt so etwa in das Ende des ersten Drittels der Körperlänge zu liegen. Die Gestalt der Mundspalte wechselt, ihr größter Durchmesser ist bald längs-, bald quergestellt, und sie setzt sich in ein Pharyngealrohr fort, das den gleichen Umfang hat wie jenes von *Convoluta convoluta*.

Die weibliche Geschlechtsöffnung (♀) nimmt fast genau die Körpermitte ein. Der Umfang der Bursa seminalis (*bs*) wechselt natürlich nach dem Füllungszustande, ebenso die Beschaffenheit ihres Inhalts und der Zustand der in die Basis des Mundstückes mündenden Drüsen (Fig. 5 *dr*)¹. Aber auch die Form des Mundstückes variiert in

¹ Diesen Drüsenkranz habe ich zuerst bei *Amphichoerus cinereus* (Acocla, S. 72, Tab. II, Fig. 1 u. 2 *dr*) beschrieben und PEREYASLAWZEWA hat denselben bei *Convoluta schultzei* abgebildet, ohne dessen freilich irgendwo im Texte zu gedenken. Ich habe sie nunmehr auch bei *Convoluta convoluta*, *hipparchia* (Taf. XIII, Fig. 26) und *sordida* (Fig. 29) sowie *Amphichoerus langerhansii* (Taf. XII, Fig. 13) gefunden, so daß vermutet werden darf, daß sie bei allen mit chitinösen Bursa-mundstücken versehenen Formen vorkommen.

weiten Grenzen, wie aus dem Vergleiche der dieses Organ darstellenden Abbildungen hervorgeht. Am häufigsten finden wir dasselbe kugelförmig (Fig. 1 *ch*), daneben kommen gedrungene Formen (Fig. 5) von 0,032 mm Länge und 0,036 mm basaler Breite und gestreckte zylindrische 0,036 mm lange und 0,016 mm breite Röhren (Fig. 6) vor. Der langgestreckte Penis (Fig. 1 *pe*) gleicht jenem von *Convoluta convoluta*, dagegen haben die Spermatozoen die Gestalt derer von *Convoluta roscoffensis* (*Acoela*, Taf. VII, Fig. 10), mit einem 0,14 mm langen Schafte und einer vorderen Geißel von 0,028—0,036 mm Länge.

Als Nahrung dienen dieser Art nebst spärlichen Crustaceen hauptsächlich die in Fig. 7 abgebildeten Diatomeen. Dieselben sind, von einer der beiden konvexen Flächen betrachtet, in *a* und *b* dargestellt. Das eine Ende geht spitz zu, das andere ist quer abgestutzt, in der Mitte eingebuchtet und trägt bisweilen neben dieser Einbuchtung einen schwach gebogenen Stachel. Die Seitenkante der Schale zeigt in der Profilsicht (*c*, *d*) eine Naht, längs welcher die Schale in ihre beiden Hälften zerfallen kann.

***Convoluta flavibacillum* Jens.**

Ich habe diese Form in Pala Guba bei Alexandrowsk, bei Strudshavn und Follesö auf Askö sowie Windnäsplanen auf Sartorö, endlich bei Puerto Orotava gefunden. Bei Sewastopol ist sie mir nicht zu Gesicht gekommen, doch gibt PEREYASLAWZEWA (l. c., p. 225) an, sie daselbst während des Winters in Massen gefischt zu haben.

***Convoluta sordida* Graff, Taf. XIII, Fig. 29.**

Bei Puerto Orotava und bei Sewastopol (zwischen Zosteren der Striletzky-Bucht) fand ich diese Species wieder und kann die Beschreibungen derselben ergänzen. Junge Tiere (bis zu 0,2 mm Länge) enthielten stets bloß das gelbe Stäbchenpigment, erst später bildet sich das schwarze körnige Pigment und bald darauf erscheinen auch Konkrementhäufchen, die sich manchmal hinter der Statocyste in einer Querzone dichter anhäufen, während das Vorderende fast ganz frei von Konkrementen bleibt. Solche Exemplare erinnern auffallend an *Convoluta subtilis* (Graff) und es ist bemerkenswert, daß PEREYASLAWZEWA (p. 240) wohl die letztgenannte, aber nicht *Convoluta sordida* auführt, sowie daß ich auch bei dieser den ganzen Körperrand mit einzelnen 0,06—0,08 mm langen Geißeln besetzt fand, wie sie von PEREYASLAWZEWA (p. 231) für *Convoluta subtilis* beschrieben werden.

Die Stirndrüsen sind stark entwickelt und das »Frontalorgan« erstreckt sich vom Vorderende bis zur Statocyste. Der Statolith ist schüsselförmig, die Augen (einmal fand ich bloß das linke entwickelt) braungelb bis zimmetbraun, der in der Ruhe kreisförmige Mund erscheint auch hier bald längs- bald querausgezogen. Die meisten Exemplare enthielten in ihrem Parenchym nebst tierischen Fraßobjekten braungelbe kugelförmige Algen (von 0,006—0,012 mm Durchmesser) sowie Zerfallsprodukte derselben in solchen Massen, daß bisweilen das ganze Zentralparenchym von deren Farbstoff durchsetzt war.

Spätere Beobachter werden die Frage erörtern müssen, ob *Convoluta sordida* nicht etwa mit *Convoluta subtilis* identisch sei, wobei besonders der für letztere angegebene Mangel einschlagbarer Seitenteile des Körpers, sowie die von mir bloß bei *Convoluta sordida* beobachteten flaschenförmigen Drüsen (*Acoela*, S. 11) in Betracht kommen werden. Auf die Form des Bursamundstückes wird auch hier kein großes Gewicht zu legen sein, da Fig. 29 zeigt, daß auch bei der letztgenannten Species Varianten der gewöhnlich längsovalen Gestalt dieses Organs vorkommen.

***Convoluta hipparchia* Pereyasl. Taf. XIII, Fig. 21—28.**

Diese von PEREYASLAWZEWA¹ im Text als »*hipparhia*« bezeichnete Form ist durch ihre verästelten Pigmentzellen so scharf von allen andern Arten unterschieden, daß ich nicht an der Identität der vielen von mir in der Panajotbucht von Sewastopol und im Hafen von Balaklawa gefischten Exemplare mit PEREYASLAWZEWA'S Species zweifeln kann.

In der Gestalt gleicht sie der *Convoluta convoluta*, was die allgemeinen Umrisse, die tütenförmig einschlagbaren Seitenteile (Fig. 21 *—*) und die öhrenartige Ausladung des quer abgestutzten Vorderendes betrifft. Doch ist diese Art kleiner (meine größten Exemplare erreichten eine Länge von 1 mm) und ihr Körper etwas gedrungener, der Schwanzteil länger, die Bewegungen lebhafter und die Formveränderung rascher. Letztere ist von PEREYASLAWZEWA sehr gut beschrieben worden, doch kann man alle diese Formzustände ebenso bei *Convoluta convoluta* beobachten: Den Höcker während des Kriechens, die seitlichen Vortreibungen der Ovarien bei starker Kontraktion,

¹ l. c. p. 226, tab. I, fig. 4; tab. II, fig. 8B; tab. VII, fig. 43a—m, 44a—c, 46a—c, 47b—c, 49d; tab. X, fig. 63m; tab. XI, fig. 64d; tab. XIV, fig. 108—111; tab. XV, fig. 112—114.

die Einziehung der Öhrchen einer- und die Ausweitung derselben zu einem Trichter anderseits. Es ist mir deshalb unverständlich, wie PEREYASLAWZEWA (l. c., p. 327) sagen konnte: »Je ne trouve rien de commun entre *Convoluta paradoxa* et *Convoluta hipparchia*.« In Fig. 24 habe ich ein Exemplar gezeichnet, das mit diesem Trichter des Vorderendes, denselben tellerförmig der Unterlage anschniegender, allein kriecht, während der Rest des Körpers schief nach hinten emporgestreckt ist. Die größten von mir beobachteten Exemplare hatten eine Länge von 1 mm.

Die Färbung wird durch dreierlei Elemente bedingt: Pigmentzellen, Stäbchenpigment und Konkreme, wozu noch (häufig gänzlich fehlende) schwarze Körner des Parenchyms kommen, welche PEREYASLAWZEWA als »mélanine, déposée à la partie extérieure de la paroi intestinale et les tissus adjacents« bezeichnet, während ich darin Fremdkörper vermute, welche mit Nahrung und Wasser von außen aufgenommen werden. Die meist sehr reich verästelten Pigmentzellen (Fig. 21 *pi*) sind, wie man deutlich an den Seiten sehen kann (*pi*₁), dicht unterhalb des Integuments gelegen und haben eine schmutziggelbe bis gelbbraune Farbe mit einem Stich ins Grüne oder Blaue. Sie variieren außerordentlich in Zahl und Größe und es gibt auch hier und da Individuen, deren Pigmentzellen wenig oder gar nicht verästelt sind. Häufig fand ich Individuen mit zwei seitlich hinter dem Munde angebrachten großen Pigmentzellen (Fig. 23 *pi*)¹, nicht selten solche mit dreien (welche PEREYASLAWZEWA ausschließlich abbildet), meist ist aber die Zahl der Pigmentzellen viel größer, wobei sie bald gleichmäßig über den ganzen Körper (Fig. 24) bald vornehmlich im Vorderkörper verteilt sind und eine mehr oder weniger scharf ausgeprägte symmetrische Anordnung aufweisen (Fig. 21). Je zahlreicher diese Pigmentzellen sind (ich zählte deren in einem Individuum einmal über 50, wovon 20 vor und neben der Statocyste lagen), desto dunkler wird der Gesamtfarbenton und es ist wohl denkbar, daß schließlich auf diese Weise ein dunkles Schmutziggrün oder -blau (*Convoluta hipparchia* var. *nigra* Pereyasl. l. c. p. 228, tab. I, fig. 6, tab. II, fig. 8 A) zustande kommt, wogegen bei Bildung der für *Convoluta hipparchia* var. *violacea* Pereyasl. (l. c., p. 228, Taf. I,

¹ Fig. 22 stellt, bei Lupenvergrößerung und auffallendem Licht gezeichnet, ein andres Individuum mit zwei sehr großen Pigmentzellen (*pi*) dar. Dieselben liegen hier zu seiten des Mundes und erscheinen bei auffallendem Lichte braun. Der Schwanz und noch mehr die Region zu seiten des Frontalorgans (bei *pi*) sind transparent, das Vorderende weißlich, das Parenchym im übrigen Körper hellgelblich.

fig. 5, tab. II, fig. 8 C) charakteristischen «couleur rouge au reflet violet» wahrscheinlich die Konkreme te beteiligt sind. Außer den beschriebenen großen Pigmentzellen findet man in der, im übrigen farblosen, Haut noch kleine Häufchen eines lebhaft gelben Stäbchenpigments (*pi_n*), dessen Menge ebenfalls Schwankungen unterliegt, wie ich auch Individuen gesehen habe, bei welchen dieses Pigment bloß in der vorderen Körperhälfte und auch hier nur spärlich vorhanden war. Das in Fig. 21 abgebildete Individuum war eines der sehr reichlich mit Stäbchenpigment versehenen. Die Konkreme te (*kr*) gehören hier, wie es scheint, bloß dem peripheren Parenchym an und seine verschieden gestalteten Häufchen schmiegen sich oft deutlich den Vacuolen (*v*) an. Oft sind sie zu kleinen Gruppen vereinigt und dann erscheint der Körper bei auffallendem Lichte weiß gefleckt.

Wie PEREYASLAWZEWA die farblose Hautschicht übertrieben breit zeichnet, so scheint sie in bezug auf die Färbung ihr Auge gegen alle jene Varianten verschlossen zu haben, welche nicht mit ihrem Schema der drei Pigmentzellen und der von ihr beschriebenen Farbenvarietäten übereinstimmen.

Die Körperoberfläche enthält zwischen den Cilien längere Härchen eingepflanzt und das Epithel ist mit birnförmigen Rhabditenpaketen von 0,016—0,02 mm gespickt. Die Stirndrüsen (Fig 1 *sd*) sind stark ausgebildet und münden auf einem verhältnismäßig großen Felde (*sdm*), während sie hinten bis zur Statocyste (*st*) reichen. Der Statolith ist auch hier schüsselförmig. Die beiden zu seiten der Statocyste liegenden Augenflecken (*au*) sind meist violett, bisweilen mehr ins Orange übergehend, sie wurden von PEREYASLAWZEWA übersehen. Der Mund (*mu*) liegt im Ende des ersten Viertels der Körperlänge und ist von der Statocyste ebenso weit entfernt, wie diese vom Vorderende. Die weibliche Geschlechtsöffnung (♀) bezeichnet etwa die Körpermitte, die männliche (♂) das Ende des dritten Viertels. Die beiden Ovarien reichen vorn bis zur Höhe der Statocyste und das Bursamundstück weist noch größere Varianten auf als bei *Convoluta confusa*. Oft nahezu kugelförmig (Fig. 21, 26 *ch*) oder ein wenig breiter als lang (0,024 : 0,02 mm), erlangt es bisweilen bei gleichen Dimensionen fast rhombische Umrisse (Fig. 27) und am häufigsten eine langgestreckte Form, wie Fig. 28, mit einer Länge von 0,032 und einer größten Breite von 0,012 mm — wie denn schon PEREYASLAWZEWA auf die Variabilität der Form dieses Organs durch ihre fig. 8 A—C hingewiesen hat. Die Spermatozoen sind kräftige

aber ungesäumte Fäden (Fig. 25), welche vorn rasch in einer kurzen feinen Spitze enden, hinten in eine längere feine Geißel allmählich ausgezogen sind. Die reifen Eier enthalten ein mattgelbes Pigment, das sich namentlich in der Umgebung des Kernes anhäuft.

PEREYASLAWZEWA hat von dieser Species sowohl zwei orale als auch ein Paar genitaler Giftorgane beschrieben¹.

Lebt von Crustaceen, ist aber manchmal auch ganz vollgepfropft mit Diatomeen. Ich kann die Bemerkung nicht unterdrücken, daß ich schon vor meinem Aufenthalte in Sewastopol die Vermutung hegte, daß *Convoluta festiva* Ulj.² in den Formenkreis der *Convoluta hipparchia* gehöre, konnte aber darüber nicht ins klare kommen, da mir niemals so dunkel pigmentierte Exemplare untergekommen sind, wie sie PEREYASLAWZEWA vorgelegen haben müssen.

Amphichoerus virescens (Örst.) Taf. XI, Fig. 21—23.

Wie ich schon³ mitgeteilt, hat sich während meines Aufenthalts in Bergen die überraschende Tatsache herausgestellt, daß das von ÖRSTED⁴ und JENSEN⁵ untersuchte *Aphanostoma virescens* zahlreiche chitinöse Bursamundstücke besitze, was mich veranlaßte dasselbe in die, mit einer entsprechend erweiterten Diagnose versehene Gattung *Amphichoerus* (s. oben S. 214) einzureihen.

Das einzige mir zu Gesicht gekommene Exemplar ermangelte zwar der grünen (durch die Nahrung bedingten) Farbe des Parenchyms, besaß jedoch das charakteristische orange Fleckenpaar im Vorderende des Körpers. JENSEN hat schon auf Varianten in der Verteilung dieses Pigments hingewiesen und bei meinem Exemplare waren links vier, rechts fünf rundliche Bläschen vorhanden, die (Fig. 21) eine bald heller, bald tiefer gefärbte gelbe Flüssigkeit enthielten, in welcher meist feinste Körnchen in Molekularbewegung begriffen suspendiert waren. In einer Blase (a) fehlten diese Körnchen, eine andre (b) enthielt die Körnchen gleichmäßig verteilt und in zwei

¹ Es sind dieselben auf tab. VII, fig. 43 c und c mit x bezeichnet, einem Buchstaben, der weder im Texte noch in der Buchstabenerklärung vorkommt. Dagegen finden sich in letzterer als Bezeichnung für die »organes vmineux« die Buchstaben *orm* angeführt — zur Abwechslung also auch einmal eine bloß in der Erklärung vorhandene, aber auf den Tafeln fehlende Buchstabenkombination!

² ULJANIN, l. c. p. 8, tab. IV, fig. 4 u. 13.

³ Vorl. Mitteil. Rhabd. II. S. 121.

⁴ A. S. ÖRSTED, in Naturh. Tidsskr. ser. 2. Vol. I. 1845. p. 417.

⁵ l. c. p. 24, tab. I, fig. 4—8.

weiteren (*c*, *g*) waren dieselben zu einem kernartigen Klumpen angehäuft. Alle übrigen Blasen (*d—f*) enthielten einzeln suspendierte Körnchen neben dem verschieden geformten, kernartigen Klumpen solcher.

Hinter der, einen schüsselförmigen Statolithen enthaltenden Statocyste finden sich, namentlich im Mittelfelde des Körpers zahlreiche gelbliche, bräunliche oder opake Konkrementhäufchen, deren stark lichtbrechende Körnchen schon JENSEN als solche beschreibt (l. c., fig. 4 *b*).

Zwischen den Hinterenden der beiden Ovarien (Fig. 22 *or*) liegt die längs-ovale muskulöse Bursa seminalis (*bs*), an welcher ich 14 schwach gekrümmte, scharf zugespitzte, glänzende Spitzen (*ch*) zählte, jede von einem hellen Hof umgeben, welcher jedenfalls der Matrix dieser Chitingebilde entspricht. In der Gestalt gleichen dieselben den von MARK¹ für *Polychoerus caudatus* beschriebenen Bursa-mundstücken. Doch sind letztere 5—6mal größer als die von *Amphichoerus virescens*, welche höchstens eine Länge von 0,008 mm erreichen. Wenn ich an den Mundstücken von *Amphichoerus virescens* auch bei stärkerer Vergrößerung (Fig. 23 *ch*— der helle Hof *h* hat einen der Länge des Mundstückes gleichen Durchmesser) nicht die für die Mundstücke aller übrigen Acölen charakteristische Ringelung wahrgenommen habe, so liegt dies gewiß daran, daß ich keine Immersionslinsen anwandte². Fundort: Mülenpries (Bergen).

***Amphichoerus langerhansi* (Graff), Taf. XI, Fig. 1—10, Taf. XII, Fig. 1—13.**

Auch über diese Form habe ich bereits kurz berichtet³. Als ich dieselbe nach LANGERHANS' Skizzen zum erstenmal beschrieb⁴, bemerkte ich: »das kugelige chitinöse Mundstück der Bursa seminalis zeigt nicht quere Streifung sondern nach der weiblichen konvergierende Längsstreifen« und während meiner Reise nach Tenerife hoffte ich, daß sich dieses Tier, entsprechend der schon von MARK (l. c., S. 309) geäußerten Vermutung, als ein *Polychoerus* entpuppen würde.

¹ E. L. MARK, *Polychoerus caudatus* nov. gen. et nov. spec. LEUCKART-Festschrift. Leipzig 1892. S. 307.

² Ich machte obige Beobachtungen in den ersten Tagen meines Aufenthaltes in Bergen und hoffte damals, an andern Exemplaren meine Notizen vervollständigen zu können.

³ Vorl. Mitteil. Rhabd. II. S. 221—223.

⁴ *Convoluta langerhansi*. Monogr. Turbell. I. S. 234.

Zu meiner größten Freude erwies sich diese Acüle als die häufigste aller Turbellarien in dem Bodensatze der Ebбетümpel bei Puerto Orotava, so daß ich genug Material erbeuten konnte, um auch die Histologie studieren zu können. Die Gestalt des Körpers ist sehr charakteristisch. Im ruhigen Kriechen (Taf. XI, Fig. 1) gestreckt mit parallelen Seitenrändern und etwa viermal so lang als breit, das erste Viertel allmählich zu dem stumpfen Vorderende zulaufend, während das wenig verschmälerte Hinterende eine mediane Einbuchtung aufweist, indem sich ein Paar seitlicher Schwanzlappen (*sl*) über das Ende der medianen Achse hinaus verlängert. So erinnert die Form an *Polychoerus caudatus*, doch fehlen die dem letzteren zukommenden fadenförmigen Schwanzanhänge. Der Rücken ist schwach gewölbt, der Bauch abgeflacht und die Seitenkanten abgestumpft. Die größten Exemplare erreichen eine Länge von 5 mm, doch ist die charakteristische Gestalt auch schon bei Exemplaren von 1 mm Länge ausgeprägt. Dagegen variiert die Färbung ganz außerordentlich. Die Grundfarbe ist bedingt durch rundliche oder längliche, bei ihrer weichen Beschaffenheit auch vielfach gegeneinander abgeplattete 0,02—0,024 lange Zooxanthellen, welche in großen Massen durch den Körper verbreitet sind, und zwar meist in den peripheren Lagen des Parenchyms (Taf. XII gelb getönt, in Fig. 12 *ax*—*ax*₄), wo sie dorsal zahlreicher sind als ventral. Doch findet man sie einzeln auch im zentralen Parenchym, zwischen den Eizellen, im Gehirn und im Gewebe der Penisfalte (Fig. 1). Je nach ihrer Zahl ist die Grundfarbe dorsal gelb, gelbbraun, grünlich- bis olivenbraun (Taf. XI, Fig. 1—4), während der Bauch stets einen matten, gelblich-grauen Ton besitzt. Ein zweites Element der Färbung, welches die, bei durchfallendem Lichte (Fig. 6) opake, graue, bei auffallendem glänzend weiße Zeichnung bedingt, stellen die zwischen Epithel und Hautmuskelschlauch eingebetteten Konkrementhäufchen (*kr*) dar. Ein, wie es scheint, konstanter Teil dieser Zeichnung wird durch den schon bei den kleinsten Individuen zu beobachtenden Fleck dargestellt, welcher vor der Statocyste gelegen ist (Fig. 1 und 6 *kr*). Der Rest des Körpers ist bald gleichmäßig übersät von kleinen Konkrementhäufchen (Fig. 6 *kr*), bald ist solches nur am Schwanzende der Fall (Fig. 1 und 3), während im übrigen lokale Anhäufungen derselben eine variable Zeichnung herstellen, von welchen wieder zwei seitliche, außerhalb der Keimstöcke vom Stirnfleck nach hinten ziehende Streifen oder ein verschieden langer, unterbrochener und hinter der Statocyste beginnender Medianstreif (Fig. 1—4) am häufigsten

vorkommen. Mit zunehmender Größe mehren sich die Konkrementanhäufungen und ich habe einige andre Zeichnungstypen in Fig. 1 bis 3 dargestellt, von welchen als der zierlichste die in Fig. 1 wiedergegebene Ausbildung von drei median unterbrochenen Querbändern (kr_n — kr_m) erscheint. Die vorliegende Art zeigt auch wieder deutlich, wie wenig die bei Acölen so häufig vorkommenden weißen Flecken und Bänder geeignet sind, zur Speciescharakteristik verwendet zu werden.

LANGERHANS gibt schon an, daß in das Cilienkleid einzelne längere Geißelhaare eingepflanzt, sowie, daß stäbchenförmige Körper vorhanden sind. Man sieht sie als einzelne etwa 0,008 mm lange, an einem Ende scharf zugespitzte, am andern stumpfe Stäbchen oder in birnförmigen Paketen vereinigt an Quetschpräparaten. Am besten erhalten sie sich bei den in Hyperosmiumsäure konservierten Objekten und man überzeugt sich an solchen, daß alle die massenhaften Hautdrüsen (Taf. XII, blau getönt) nichts andres als Stäbchendrüsen sind. Bei Sublimatkonservierung erscheinen die Stäbchen innerhalb der Drüsen meist zu einem unregelmäßigen Netzwerke zusammengebacken und ich habe daher auf Fig. 12 die in den Drüsen (std — std_m) enthaltenen und zum Teil ausgestoßen an dem Cilienkleide haften gebliebenen Rhabditen nach einem Hyperosmiumpräparate eingetragen. Die Stäbchendrüsen sind besonders reichlich im Vorderende enthalten, wo sie (Taf. XII, Fig. 1) nicht bloß ventral, sondern auch dorsal dichtgedrängt auftreten, während weiter hinten (bis über die Mundregion hinaus, Fig. 1—4) die Bauchfläche bedeutend mehr Stäbchendrüsen trägt als der Rücken, und weiter hinten beide Flächen des Körpers verhältnismäßig spärlich mit solchen versehen sind. Die Epithelialschicht (Fig. 12 *ep*) enthält keine Kerne und was an solchen in ihr vorhanden ist, erweist sich bei genauem Zusehen als zu den Stäbchendrüsen gehörig, die zwar ihren wandständigen Kern gewöhnlich im Fundus enthalten, aber bisweilen mit demselben in die Epithelialschicht vorgeschoben erscheinen. Der Hautmuskelschlauch (*hm*) besteht aus einer einfachen Lage von äußeren Ring- und inneren Längsfasern, doch verstärkt sich letztere in oder vielmehr dicht unter der Sinneskante, so daß eine Art Seitenrandmuskel aus von der Längsschicht abgegrenzten Fasern gebildet erscheint, wenngleich derselbe hier nicht so kompakt ist, wie bei *Convoluta sordida* (Acoela, S. 61, Taf. IV, Fig. 2 und 5 *sm*). Die Sinneskante ist eben so gebaut wie bei *Amphichoerus cinereus* und *Convoluta convoluta* (Acoela, S. 38, Taf. II, Fig. 8): Die Cilien

weniger straff und verkürzt, der Cuticularsaum der Epithelialschicht durchbohrt von den feinen Spitzen der Sinneskörperchen, deren verdickte Basis mittels eines Fädchens in Verbindung steht mit der Anhäufung birnförmiger Sinneszellen, die sich in ganzer Länge der Kante (Fig. 2—11 *ne*) außerhalb des Randnerven vorfindet. Die Bauchfläche des ganzen letzten Körperviertels, besonders aber der Schwanzlappen, ist besetzt mit Klebzellen, deren vorstehende Enden (Taf. XI, Fig. 6) den Rand umsäumen. Das Tier bedient sich derselben zur Festheftung, welche sofort erfolgt, wenn das Wasser bewegt wird. Nur mit äußerster Vorsicht kann man deshalb diese Tiere in die Pipette und aus dieser wieder herausbekommen und oft reißt das Hinterende des Körpers ab, wenn man versucht, dasselbe durch einen starken Wasserstrom von seiner Unterlage abzulösen. Bei der großartigen Brandung von Puerta Orotava ist diese Fähigkeit ein Schutz gegen das Weggeschwemmtwerden, sie ist aber zugleich auch ein Hilfsmittel beim Nahrungserwerbe. Hat ein *Amphichoerus langerhansi* ein Krebschen überkrochen und mit Rhabditen überschüttet, so heftet er sich zunächst mit den Schwanzlappen (Fig. 5 *c*) fest und schlägt dann die sich ausdehnenden Seiten des Körpers wie einen Radmantel (*b*) über die Beute zusammen. Man sieht dann über den aufgerichteten Körper Kontraktionswellen verlaufen und das Spiel der krampfhaften Bewegungen dauert oft 10 Minuten und länger, bis endlich mit Hilfe des Stäbchensekrets die Beute bewältigt und durch den Mund eingepresst ist, worauf das Tier, die Lage der Beute durch eine Auftreibung verratend, wieder langsam weiter kriecht. Ob und inwieweit die Stirndrüse bei dem Nahrungserwerbe mitwirkt, habe ich nicht beobachten können. Dieselbe ist hier sehr ausgebildet, wie man aus der Masse der unter und hinter dem Gehirn angehäuften Drüsenzellen (Taf. XII, Fig. 1—3 *sd*) ersieht. Indessen ist das Mündungsfeld (vgl. auch Taf. XI, Fig. 6 *sdm*) nicht so scharf begrenzt — es verteilen sich die Mündungen auf eine, die Distanz zwischen den Augen überschreitende Stirnbreite —, entsprechend dem Umstande, daß die Ausführungsgänge nicht so kompakt vereinigt sind, daß ein wohlabgegrenztes »Frontalorgan« zustande käme.

Vom Nervensystem ist meist schon an Quetschpräparaten (Taf. XI, Fig. 6) der die Statocyste tragende Teil des Gehirns, oft auch der vordere, von mir seinerzeit als »Frontalplexus« bezeichnete Teil, desgleichen die beiden dorsalen inneren (*ni*) und äußeren (*ne*) Längsnerven zu sehen, indem die Zooxanthellen für diese Teile helle Räume

frei lassen. Das Gehirn ist ganz so gebaut wie bei *Amphichoerus cinereus* und an Längsnervenstämmen habe ich fünf Paare: außer den erwähnten dorsalen noch die Randnerven und zwei Paare von ventralen Nerven, — die beide, besonders aber das äußere Paar, schwächer sind als die dorsalen —, wahrnehmen können. Die 0,036 mm breite Statocyste (*ot*) wird genau so, wie ich dies für *Concoluta concoluta* (*Acoela*, Taf. VI, Fig. 9) abgebildet habe, durch zwei von der Ventralseite des Gehirns entspringende Nerven getragen. Von diesen durchbohren seitlich an der ventralen Hälfte der Otocyste einige Fasern die Wand der Statocyste, um an den Statolithen heranzutreten, welcher auf einem flachen Polster der ventralen Statocystenwand ruht. Die dorsale Hälfte der letzteren trägt zwei nach innen etwas vorspringende Kerne (Taf. XII, Fig. 3*ot*). Es finden sich hier also ähnliche Einrichtungen, wie ich sie von *Amphichoerus cinereus* (*Acoela*, S. 40) beschrieben habe und die letzteren Angaben finden hiermit eine sehr erwünschte Bestätigung. Der 0,02 mm breite Statolith ist schüsselförmig (Taf. XI, Fig. 7 und 8) und im natürlichen Zustande mit seiner Konkavität ventralwärts gerichtet. Die beiden Augenflecken (Taf. XI, Fig. 6 und 7*au*) liegen als unregelmäßig gestaltete, meist ein wenig verästelte Häufchen rotbrauner Pigmentkörnchen neben der Statocyste über dem Gehirn und erscheinen bei auffallendem Lichte hellgelb. In einem Falle war nur das eine Auge als kompakter Pigmentfleck ausgebildet, während das andre durch vier isolierte kleine Pigmenthäufchen vertreten war, in einem andern fehlte mit dem Auge der einen Seite auch die Statocyste.

Der Mund (Taf. XI, Fig. 6*m*) liegt etwas hinter der Körpermitte, im Quetschpräparate und noch mehr an konservierten Tieren (Taf. XII, Fig. 1) kommt er noch weiter nach hinten zu liegen als beim ruhig kriechenden Tiere, was darauf hinweist, daß bei der Kontraktion der postorale Körperabschnitt stärker zusammengezogen wird als der präorale. Die letzterwähnte Figur zusammen mit dem Querschnitte Fig. 4 zeigen deutlich, daß hier keinerlei Einsenkung des Mundrandes ins Parenchym (Pharynx) vorhanden ist. Das Parenchym besteht aus einer, durch den ganzen Körper gleichen, feinkörnigen Grundsubstanz, in welcher zahlreiche ovale bis rundliche Kerne (Taf. XII, Fig. 12*pk*) suspendiert sind. Im Vorderende des Körpers, soweit als die Stirndrüsen reichen (Fig. 1—3), enthält diese Grundsubstanz verhältnismäßig wenige Vacuolen (*v*) und füllt den Leibesraum in ziemlich kompakter Masse aus, aber bald (Fig. 1 bei *ep*,) wird es vacuolenreicher und zwar in der Art, daß zentral (in der Mitte zwischen

Dorsal- und Ventralfläche) gröbere Balken und Platten mit kleineren Lücken, peripher dagegen ein zarteres Reticulum mit großen Hohlräumen Platz greift. Diesen Habitus bewahrt das Parenchym bis in die Region des Penis (vgl. Fig. 9—11 *ep*), während weiter nach hinten sich auch das zentrale Grundgewebe in ein feines Balkenwerk auflöst und ein Unterschied zwischen zentralem und peripherem Parenchym nicht mehr wahrzunehmen ist. Stets verdichtet sich das Gefüge der Grundsubstanz in der Umgebung der Nahrungsvacuolen, das heißt der großen Hohlräume, in welchen die Fraßobjekte (Fig. 1, 4, 5 *Fr*) und die aus diesen extrahierte (meist vom Farbstoffe der Fraßobjekte gefärbte) wässrige Flüssigkeit enthalten sind. Die einzelnen Nahrungsvacuolen sind bald voneinander durch Parenchymgewebe getrennt, bald fließen sie teilweise (Taf. XII, Fig. 1) oder auch sämtlich (Taf. XI, Fig. 1) zu einer einzigen großen Vacuole zusammen, in welcher die Fraßobjekte (*Fr* und *Fr'*) je nach den Kontraktionen des Körpers hin und hergetrieben werden, wie unter Umständen im Darm-lumen eines rhabdocölen Turbellars. Doch ist aus Fig. 12 (Taf. XII), wo rechts der Rand einer solchen Nahrungsvacuole bei stärkerer Vergrößerung abgebildet ist, deutlich zu ersehen, daß die Begrenzung einer solchen sich in nichts von dem Reste des Parenchyms unterscheidet. Im zentralen Parenchym und namentlich in den die Nahrungsvacuolen umgebenden Teilen desselben sieht man auch die Freßzellen (*Z*—*Z_m*) in verschiedenen Momenten ihrer amöboiden Bewegung erhalten. Sie unterscheiden sich sowohl durch die amöboiden Fortsätze, wie durch ihre bedeutendere Größe von den vereinzelt Zellen (*z*), welche in das unmittelbar unter dem Integumente liegende periphere, viel kernreichere, Parenchym eingestreut sind. Fügen wir hinzu, daß zahlreiche, an den Enden oft verzweigte dorso-ventrale (*mdv*), wie auch transversale (*qm* in Fig. 4 und 5) und longitudinale (*ml* in Fig. 1 und 12) Muskeln das Parenchym durchsetzen, so ist alles angeführt, was die oben (S. 200) gegebene Charakterisierung des Parenchyms der vorliegenden Art rechtfertigen kann. Dasselbe weist die Scheidung in ein kompakteres, zentrales und ein lockeres, peripheres Gewebe auf, ohne daß es jedoch zu einer strukturellen Verschiedenheit der Grundsubstanz beider Gewebsbezirke gekommen wäre.

Die Geschlechtsöffnungen sind weit nach hinten abgerückt. Bei dem ungequetschten Tiere gehört die weibliche Öffnung dem Beginne des letzten Sechstels der Körperlänge (die Schwanzanhänge mitgerechnet) an, im Quetschpräparate bildet sie die Grenze zwischen

dem vorletzten und letzten Fünftel (Taf. XI, Fig. 6 ♀). Ein wenig hinter dem weiblichen liegt der männliche Geschlechtsporus (♂) und im Medianschnitte (Taf. XII, Fig. 1) stehen beide Pori in einer Einbuchtung der Ventralfläche einander direkt gegenüber. An der Umrandung dieses Sinus genitalis verdickt sich die Epithelialschicht, die hier, sowie im Grunde des Sinus, auf der zwischen die beiden Geschlechtsöffnungen eingeschalteten Strecke (*s*) ovale, senkrecht zur Oberfläche stehende Kerne enthält.

Die erste Spur der Hoden findet man im 82. Schnitte der aus 510 Schnitten bestehenden Querschnittserie, welcher die Figuren der Taf. XII entnommen sind. Es sind zwei Häufchen aus je drei Hodenzellen, welche am Außenrande des mittleren Drittels des Querschnittes, nahe dem dorsalen Randparenchym liegen. Bald werden sie zahlreicher (Fig. 4—6 *te*), verbreiten sich mehr gegen den Rand hin und sinken mit wachsender Zahl der die einzelnen Follikel zusammensetzenden Hodenzellen (Fig. 4) tiefer in das zentrale Parenchym ein. Im mittleren Drittel der Körperlänge zählt man auf einem Querschnitte oft ein Dutzend Hodenfollikel. Die reifen Spermatozoen (Taf. XI, Fig. 1 *sp*) wandern in den Parenchymlücken nach hinten, um dann in die, erst zu seiten der Bursa seminalis als von einem Plattenepithel ausgekleidete Kanäle wahrnehmbaren Vasa deferentia (Taf. XII, Fig. 8 *vd*) einzutreten. Dieselben dringen dann in die dorsale Fläche der Muskelmasse des männlichen Copulationsorgans ein (Taf. XII, Fig. 9 und 10) und vereinigen sich an der Basis des Penis um gemeinsam in das Lumen desselben (Taf. XI, Fig. 6 *pel*) einzumünden. Auf Quetschpräparaten erscheint das männliche Copulationsorgan als eine große, mehr als ein Drittel der Körperbreite einnehmende Kugel, die schief von oben und hinten nach unten und vorn gerichtet, mit ihrer Mündung, der männlichen Geschlechtsöffnung (♂), nach vorn sieht. Letztere setzt sich in die Wand des Antrum masculinum (*ps*) fort und hinter ihr liegt die viel größere Mündung des Penis (*pe*). Zwischen ihm und der ihn einschließenden Antrumwand ist ein enger Hohlraum freigelassen, der jedoch auf Schnitten nur hinten (Taf. XII, Fig. 1 *pt*) und seitlich (Fig. 10) wahrgenommen wird, da der vordere Teil der Penisringfalte (*px*) nicht frei herabhängt und die Einstülpung des Antrum hier nur eine flache Rinne (*x*) bildet. Penisfalte und Antrumwand sind an dieser Stelle nicht gesondert, wie sie überhaupt genau gleichen Bau besitzen und sich nur dadurch unterscheiden, daß das schöne, den Penis überziehende und auskleidende 0,008 mm hohe Zylinderepithel namentlich

auf der hinteren Einstülpung (*peh*) des Antrum sich abflacht und viel weniger Kerne aufweist als seine den Penis bekleidende Fortsetzung. Ein Cilienkleid kommt aber beiden in gleicher Weise zu, sowie auch eine außerordentlich starke Muscularis (Fig. 9 und 11 *pem* und *ptm*). Im übrigen ist das ganze männliche Copulationsorgan von einem Muskelgeflecht gebildet, das eine lokale Verstärkung der Parenchymmuskulatur darstellt, wobei die das ganze Organ umhüllenden und die Dicke der Penisfalte durchsetzenden Faserzüge den longitudinalen und transversalen, die radiär vom dorsalen und ventralen Integumente heranziehenden Fasern den dorsoventralen Parenchymmuskeln entsprechen. Dieses lockere Geflecht ist — besonders reichlich in der Penisfalte — in seinen Lücken ausgefüllt von Drüsenzellen (*ad*), deren körniges Sekret an der Wand des Antrum und der Penisfalte ausgeführt wird. Das Epithel der letzteren springt im kontrahierten Zustande in Form zahlreicher Papillen (Fig. 11 *ptp*) in das Lumen vor. Die reifen Spermatozoen sind sehr lange schmale Bänder mit einer feinkörnigen Mittelrippe und hellen Säumen (Taf. XI, Fig. 9).

Die beiden Ovarien beginnen vorn in derselben Höhe wie die Hoden, aber an der ventralen Grenze des Zentralparenchyms, in Form einer einfachen, locker angeordneten Schicht von jungen Ovarialzellen, welche sich bald über das mittlere Drittel des Querschnittes hinaus erstreckt (im Sagittalschnitt Taf. XII, Fig. 12 *ov*). Weiter nach hinten (Fig. 4 und 5) differenziert sich das Eilager in größere Zellen mit großen Kernen und Kernkörperchen (*ov*, *ov*) und hellem Plasmaleibe, welcher in seinem (schwach violett tingierten) Plasma locker verteilte (rotgefärbte) Dottertröpfchen enthält und kleinere Abortiveier, deren (dunkelviolettes) Plasma sich vollständig in Dotter umwandelt. Zwischen den einzelnen Elementen der Ovarien dringt das Parenchymgewebe ein, doch bildet sich nirgends eine Hüllmembran aus. Hinter dem Munde nähern sich die beiden Ovarien der Mittellinie (Taf. XI, Fig. 6 und Taf. XII, Fig. 5) und es sind hier unter den Nahrungsvacuolen (in allerdings unterbrochener Folge) Eier aufgereiht, die den Anschein eines medianen Ovarialkanals (*ovc*) erwecken. Doch fehlt ein solcher bestimmt und ebenso sicher fehlt es an einer die Eier aufnehmenden inneren Öffnung der Bursa seminalis oder an irgend welchen andern Kanälen, welche die Eier zur Geschlechtsöffnung ausführen könnten.

Die Bursa seminalis (Taf. XI, Fig. 6 *bs*) erscheint auf Quetschpräparaten als eine im Vergleich zum Penis viel kleinere runde Blase mit nach rückwärts gerichteter Öffnung, welche, da eine als Antrum

femininum anzusprechende Einstülpung fehlt, den weiblichen Geschlechtspons (♀) darstellt. Sie ist von einem Plattenepithel ausgekleidet, aber ihre dicke Wandung hat sonst den gleichen Bau wie jene des Antrum masculinum. Im Lumen der Bursa finden sich Ballen von Spermatozoen (Taf. XII, Fig. 1 *sp*) neben Massen von Drüsensekret (*ks*). Von dem vorderen, seitlichen und ventralen Teile der Bursawand erheben sich warzenförmige Papillen, in deren jeder ein chitinäses Mundstück wurzelt, deren ich in geschlechtsreifen Tieren sechs bis elf zählte. MARK hat (l. c., S. 307) die Vermutung ausgesprochen, daß die auch bei *Polychoerus* zu beobachtende wechselnde Anzahl dieser Organe darauf zurückzuführen sei, daß dieselbe mit zunehmendem Alter wachse. Wie dort, so ragen auch hier die Spitzen der Mundstücke frei in das umgebende Parenchym¹ und die vordersten derselben sind den in der Mittellinie konfluierenden Ovarien entgegengestreckt (vgl. auch Taf. XII, Fig. 6 und 7 *ch*). Wenn man auf Schnitten (Fig. 8) solche Mundstücke scheinbar im Lumen der Bursa vorfindet, so liegt das daran, daß bei der durch die Konservierung bedingten Kontraktion die Wand der Bursa stellenweise nach innen eingebuchtet wird. Wie bei andern Acölen so besteht auch hier jedes Mundstück aus hintereinanderliegenden Chitiningen (Fig. 13 *ch*), welche von ihrer Matrix (*ma*) umgeben sind. Auffallend ist hier die schlanke Form dieser 0,08–0,13 mm langen Chitingebilde, sowie ihre schon am lebenden Objekte (Taf. XI, Fig. 6) und noch mehr am konservierten zu beobachtende Verkrümmung, die auf große Biegsamkeit schließen läßt. Jedes ist von einem Zentralkanal durchbohrt und an seiner Basis von einem Drüsenkranz (Taf. XII, Fig. 13 *dr*) umgeben, wie auch daselbst meist ein Spermaballen (*sp*) anhängt (vgl. auch den Querschnitt Fig. 8).

Bei einem etwas über 2 mm langen Individuum habe ich die erste Anlage der Copulationsorgane (Taf. XI, Fig. 10) in Gestalt kugeligiger Blasen beobachtet. Beide waren von einer hellen Muscularis umhüllt, entbehrten jeglicher Kommunikation mit dem Integumente und enthielten eine feinkörnige Masse mit in derselben suspendierten

¹ MARK verweist (S. 308, Anm. 1) darauf, daß REPIACHOFF bei seinen Neapler Acölen das gleiche Verhalten des Bursamundstückes beobachtet zu haben angibt. Da, wie ich oben (S. 216) angeführt, das Objekt REPIACHOFFS identisch ist mit *Oloccis rubropunctata* (O. Schm.), so hat sich derselbe in diesem Punkte geirrt, doch ist dieser Irrtum aus den eigentümlichen Verhältnissen des Geschlechtsapparates der genannten Form (vgl. *Acoela*, Tab. IX, Fig. 5) leicht zu erklären.

Tröpfchen einer fettartig glänzenden Substanz. Bemerkenswert erschien, daß die im ausgebildeten Zustande dem männlichen Organe an Größe weit nachstehende Bursa seminalis (*bs*) hier umfangreicher erschien als jenes (*pe*).

Amphichoerus langerhansi hält sich im Bodensatze der Ebbe-
timpel auf, woselbst er auf kleine Crustaceen Jagd macht, deren man oft mehr als ein halbes Dutzend im Parenchym vorfindet. Ruhig auf dem Sande oder der Oberfläche des Wassers, den Bauch nach oben, kriechend, gemahnt er an Tricladen, gereizt benutzt er wellenförmige Schläge der Seitenränder zu rascherer Fortbewegung. Die konservierten Objekte haben oft die Seitenränder ventralwärts gekrümmt. Der Körper ist sehr zart; oft findet man verstümmelte Exemplare (vgl. S. 235) und in der Gefangenschaft gehen sie rasch zugrunde.

Ob diese Species auch bei Neapel vorkomme, wie BRANDT¹ vermutet, muß erst noch genauer konstatiert werden.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XI.

Fig. 1—10. *Amphichoerus langerhansi* (Graff).

Fig. 1. Ein 4.6 mm langes und bis 1.3 mm breites Tier in ruhigem Kriechen von oben betrachtet. Etwa 30 \times vergr. Der gelbbraune Ton wird durch Zooxanthellen des Parenchyms, die weiße Zeichnung durch subepitheliale Konkreme-
mente hervorgebracht. Letztere bilden hier den länglichen Fleck *kr* vor den Augen, einen Medianstreif (*kr*) hinter der Otoeyste und drei Querbinden (*kr*_{II}, *kr*_{III}, *kr*_{IV}), während das Hinterende und die Schwanzlappen (*sl*) sie in diffuser Verteilung enthalten. Das von der Nahrung rötlich gefärbte Zentralparenchym enthält Copepoden (*Fr*) und deren Eier (blaue Kugeln *Fr*), von Geschlechtsorganen scheinen durch die Ovarien (*ov*) und die beiden Vasa deferentia (*vd*), die Bursa seminalis (*bs*) und der Penis (*pe*).

Fig. 2. Ein 5 mm langes kriechendes, braungefärbtes Exemplar. Etwa 8 \times vergr.

Fig. 3. Ein andres, 3 mm langes, grünlichbraunes und mit den Schwanzlappen festgeheftetes Individuum. Etwa 12 \times vergr.

Fig. 4. Ein 1.3 mm langes gelbes Exemplar im Kriechen. Etwa 14 \times vergr.

Fig. 5. Ein auf einer Alge (*a*) mit seinen beiden Schwanzlappen (*c*) fixiertes

¹ K. BRANDT (Über die morphologische und physiologische Bedeutung des Chlorophylls bei Thieren. 2. Artikel. Mitth. Zool. Stat. Neapel. IV. Bd. 1883. S. 234) beschreibt Zooxanthellen von einer Acöle, »welche wahrscheinlich mit *Convoluta langerhansi* v. Graff übereinstimmt«.

Tier, das Vorderende frei erhebend und mit den Seitenteilen des Körpers (bei *b* einen Copepoden umfassend und in den Mund hineinzwingend. Etwa $3 \times$ vergr.

Fig. 6. Quetschpräparat in durchfallendem Lichte betrachtet, wobei die hier nur in einem Stirnfleck (*kr*) und zahlreichen über den ganzen Körper zerstreuten Häufchen (*kr*) repräsentierten Konkreme opak erscheinen. Konkreme und Zoochlorellen (*zc*) sind nur im Vorderkörper eingezeichnet. *au*, Augen; *bs*, Bursa seminalis; *ch*, chitinöse Mundstücke derselben; *m*, Mund; *ni*, innere dorsale Längsnerven; *ne*, äußere dorsale Längsnerven; *ot*, Statocyste; *ov*, Ovarium; *ov_p*, Vorderende desselben; *pe*, Mündung des Penis; *pel*, das die beiden Vasa deferentia aufnehmende hintere Ende des Penis; *ps*, Penistasche (Antrum); *sl*, Schwanzlappen, mit Haftpapillen (Klebzellen) besetzt, die bis in die Höhe der Bursa seminalis (* *) hinaufreichen; *sp*, Spermahäufchen; *te*, Hodenfollikel; *ed*, Vasa deferentia; ♂ männliche und ♀ weibliche Geschlechtsöffnung.

Fig. 7. Die beiden Augenflecken (*au*) und die Statocyste (*ot*) mit ihrem im Profil erscheinenden Statolithen.

Fig. 8. Statocyste mit dem, von der konvexen Fläche gesehenen Statolithen.

Fig. 9. Stück eines Spermatozoons mit seiner Mittelrippe und den schmalen Säulen.

Fig. 10. Anlage der Bursa seminalis (*bs*) und des Penis (*pe*) in einem 2 mm langen Individuum.

Fig. 11—20. *Aphanostoma rhomboides* (Jens.).

Fig. 11. Bei auffallendem Lichte in ruhigem Kriechen betrachtet. Etwa $40 \times$ vergr. *bs*, Bursa seminalis; *cp*, Zentralparenchym; *kr*, Konkreme; *ov*, Ovarium; *sd*, Stirndrüsen; *rs*, Samenblase.

Fig. 12. Quetschpräparat. Etwa $100 \times$ vergr. *bs*, Bursa seminalis; *bs_s*, muskulöser Ausführungsgang derselben; *cp*, Zentralparenchym; *kr*, Konkreme; *m*, Mund; *ot*, Statocyste; *ov*, reifes Ei in Kernteilung (Richtungskörperbildung?); *ov_r*, Vorderende des Ovariums; *pe*, Penis; *pi* und *pi_r*, Pigmentzellen; *sd*, Stirndrüsen; *sdm*, Mündungsfeld derselben; *rs*, Samenblase; ♂ männliche und ♀ weibliche Geschlechtsöffnung.

Fig. 13. Reifes Spermatozoon.

Fig. 14. Ein etwa $17 \times$ vergr. Tier im Profil, mit dem Hinterende (*a*) festgeheftet und das Vorderende (*b*) tastend erhoben.

Fig. 15. Ein noch nicht geschlechtsreifes Jugendstadium mit zahlreichen Vacuolen (*v* und *v_r*) sowie Häufchen fettglänzender Tröpfchen (*kr*); Mund (*m*) und Statocyste (*ot*).

Fig. 16—19. Der Penis in verschiedenen Stadien der Ausstreckung (Fig. 16 bis 18) und bei völliger Einziehung in die Samenblase (Fig. 19). *pe*, Penis; *ps*, muskulöse Wand des Antrum masculinum; *rs*, Samenblase. ♂ männliche und ♀ weibliche Geschlechtsöffnung; * ringförmige Einschnürung des Körpers.

Fig. 20. Stark gefüllte Bursa seminalis (*bs*) mit ihrem von Drüsenepithel ausgekleideten Ausführungsgange (*bs_s*), dessen Spitze (*bs_p*), der weiblichen Geschlechtsöffnung (♀) und der Muscularis des Antrum femininum (*bsm*).

Fig. 21—23. *Amphiochocrus virescens* (Oerst.).

Fig. 21 *a—g*. Einige Pigmentzellen des orangen Fleckenpaares mit und ohne lichtbrechende Körnchen.

Fig. 22. Hinterende der beiden Ovarien (*ov*) und Bursa seminalis (*bs*) mit ihren chitinösen Mundstücken (*ch*).

Fig. 23. Ein chitinöses Mundstück stärker vergrößert mit seiner Chitinspitze (*ch*) und dem hellen Hofe (*h*) derselben.

Tafel XII.

Amphichocerus langerhansi (Graff).

In Fig. 1—11 sind durchwegs die Stäbchendrüsen hellblau, die Zooxanthellen gelb getönt. Die letzteren erscheinen in diesen Figuren etwas zu klein gezeichnet. Behandlung der Objekte: Sublimat, dann Alkohol und Hämatoxylin-Eosin-Tinktion. Die Umrisse sind mit der Camera gezeichnet.

Buchstabenbezeichnung zu Fig. 1—12. *ad*, Drüsen des Antrum masculinum; *am*, Antrum masculinum; *bs*, Bursa seminalis; *ch*, chitinöse Mundstücke derselben; *ci*, Cilien; *cp* und *cp₁*, Centralparenchym; *ep*, Epithel; *Fr* und *Fr₁*, Fraßobjekte; *g*, Gehirn; *gl*, linkes Gehirnganglion; *gm*, Gehirnmittle (Kommissur); *gr*, rechtes Gehirnganglion; *hm*, Hautmuskelschlauch; *ks*, Kornsekret; *kr*, Konkrement; *m*, Mund; *mdc*, dorsoventrale Muskeln; *mf*, Insertionen von Muskelfasern an dem Integumente; *ml*, longitudinale Muskeln; *n* und *n₁*, Nerven; *ne*, Seitenrandnerv; *ni*, innerer dorsaler Längsnerv; *ov—ov₁*, Teile der Ovarien; *ore*, als scheinbarer Ovarialkanal erscheinende Parenchymlicke; *ot*, Statocyste; *p*, Körperparenchym; *pe*, Penis; *peh*, Hinterwand desselben; *pel*, Lumen desselben; *pem*, Muscularis desselben; *pep*, Epithel desselben; *per*, Vorderwand desselben; *pk*, Parenchymkerne; *pt*, Wand der Penistasche; *pt₁*, Lumen derselben (Antrum masculinum); *ptm*, Muscularis derselben; *ptp*, Epithel derselben; *rp*, peripheres Parenchym; *s*, Sinus genitalis; *sd*, Stirndrüsen; *sdm*, Mündungsfeld derselben; *sp*, Sperma-masse; *stl—stl₁*, Stäbchendrüsen; *te* und *te₁*, Hodenzellen; *v*, Vacuolen des Parenchyms; *vd*, Vasa deferentia; *Z—Z₁*, amöboide Zellen des Centralparenchyms; *z*, Zellen des Randparenchyms; *zx—zx₁*, Zooxanthellen; ♂ männliche und ♀ weibliche Geschlechtsöffnung.

Fig. 1. Medianschnitt. 65× vergr.

Fig. 2—11. Querschnitte einer aus 510 Schnitten bestehenden Serie. 100× vergr. Fig. 2 der 38., Fig. 3 der 40., Fig. 4 der 254., Fig. 5 der 276, Fig. 6 der 352., Fig. 7 der 363, Fig. 8 der 372, Fig. 9 der 394, Fig. 10 der 400., Fig. 11 der 413. Schnitt.

Fig. 12. Stück aus einem Medianschnitte (in der Region von *cp* der Fig. 1). 300× vergr.

Fig. 13. Chitinöses Mundstück der Bursa seminalis, nach dem Leben gezeichnet. *ch*, Chitinrohr mit seiner Matrix (*ma*); *dr*, Drüsenrosette; *pa*, Wand der Mundstückpapille; *sp*, Sperma-masse.

Tafel XIII.

Fig. 1—7. *Concoluta confusa* n. sp.

Fig. 1. Ein ruhig kriechendes Tier von unten betrachtet. Etwa 120× vergr. Die grüne Färbung wird durch Zoochlorellen hervorgernfen. *au*, Augen; *bs*, Bursa seminalis; *ch*, Mundstück derselben; *k* und *k₁*, Konkrementhaufen; *m*, Mund; *ö*, Öhrchen des Vorderrandes; *ot*, Statocyste; *pe*, Penis; *pi*, gelbes Hautpigment; *r*, Ränder der bauchseits eingeschlagenen Seitenteile; *sd*, Stirndrüsen; *sdm*, Mündungsfeld derselben; ♂ männliche und ♀ weibliche Geschlechtsöffnung.

Fig. 2—4. Verschiedene Formzustände des Körpers. Etwa 21× vergr.

Fig. 5—6. Zwei Formen der Bursa seminalis, stärker vergr. *bs*, Samenreservoir; *ch*, chitinöses Mundstück; *dr*, Drüsenkranz an der Basis desselben; *ma*, Matrix des Mundstückes; ♀ weibliche Geschlechtsöffnung.

Fig. 7. Diatomeen aus dem Parenchym, stark vergr. *a* und *b*, von der Fläche gesehen; *c* und *d*, von der Kante betrachtete leere Schalen.

Fig. 8—17. *Olocelis rubropunctata* (O. Schm.).

Fig. 8. Ein wenig kontrahiertes Exemplar von unten betrachtet. Etwa $210\times$ vergr. *au*, Augen; *bs*, Bursa seminalis; *ch*, gelblich gefärbtes Zentralparenchym; *gö*, Geschlechtsporus; *m*, Mund; *ol*, Statoecyste; *or* und *or_n*, Ovarien; *sd*, Stirndrüsen; *sbm*, Mündungsfeld derselben; *lc*, Hodenfollikel; *va*, Vagina; *rd*, Vasa deferentia; *rs*, Samenblase.

Fig. 9. Ein Auge, stärker vergrößert, von der Fläche betrachtet.

Fig. 10. Ausgestrecktes Vorderende mit den Augen (*au*) im Profil.

Fig. 11. Ein rasch kriechendes Exemplar auf schwarzem Grunde. Etwa $45\times$ vergr. *g*, Gehirnregion, die übrigen Buchstaben wie in Fig. 8.

Fig. 12. Ein Laichklumpen, schwach vergrößert.

Fig. 13—14. Der Copulationsapparat und seine Teile, in von der normalen abweichenden Lagerung. *bs*, Samenreservoir der Bursa seminalis; *ch*, Mundstück derselben; *de*, Ductus ejaculatorius des Penis; *gö*, Geschlechtsporus; *or*, Ovarium; *s*, Sekrettropfen in der Bursa seminalis; *sp*, Spermaballen derselben; *va*, Vagina; *rd*, zum Penis ziehende Spermamasse; *rs*, Samenblase.

Fig. 15. Penis, stark gequetscht, mit Samenblase (*rs*), Ductus ejaculatorius (*de*), glänzenden Sekrettröpfchen an der Spitze (*pe*) und der Geschlechtsöffnung (*gö*).

Fig. 17. Reifes Spermatozoon.

Fig. 18—20. *Convoluta uljanini* n. sp.

Fig. 18. Ein wenig kontrahiertes Exemplar. Etwa $150\times$ vergr. *au*, Augen; *ol*, Statoecyste; *pi*, Pakete von pigmentierten Stäbchen; *pi_n*, Häufchen braungelber Pigmentkörnchen.

Fig. 19. Das frei schwimmende Tier. Etwa $33\times$ vergr.

Fig. 20. Reifes Spermatozoon.

Fig. 21—28. *Convoluta hipparchia* Pereyasl.

Fig. 21. Ein ruhig kriechendes Exemplar. Etwa $150\times$ vergr. *pi* und *pi_n*, große verästelte Pigmentzellen; *pi_m*, Häufchen des epithelialen Stäbchenpigmentes; *v*, Parenchymvacuolen; *rd*, zum Penis herabziehende Spermamassen; * Einschlagstellen der ventralwärts gekrümmten Seitenränder (*v*). Alle übrigen Buchstaben wie in Fig. 1.

Fig. 22. Ein Exemplar mit bloß zwei sehr großen Pigmentzellen (*pi*), auf schwarzem Grunde die hyalinen Stellen des Vorderkörpers (*p*) darbietend. Etwa $33\times$ vergr.

Fig. 23. Ein andres mit zwei etwas kleineren Pigmentzellen (*pi*), stärker vergrößert.

Fig. 24. Ein Exemplar mit gleichmäßig verteilten kleinen Pigmentzellen, auf dem scheibenartig ausgebreiteten Vorderende kriechend, ebenso stark vergrößert wie Fig. 23.

Fig. 25. Reifes Spermatozoon.

Fig. 26. Bursa seminalis (*bs*) mit dem kugeligen Mundstück (*ch*), der Matrix (*ma*) und dem Drüsenkranz (*dr*) desselben und der weiblichen Geschlechtsöffnung (*gö*).

Fig. 27—28. Zwei andre Formen des Bursamundstückes.

Fig. 29. *Convoluta sordida* Graff.

Fig. 29. Bursa seminalis (*bs*) mit Drüsenkranz (*dr*) und Mundstück (*ch*).

Fig. 30—31. *Proporus venenosus venenosus* (O. Schm.).

Fig. 30 *a—d*. Verschiedene Rhabditenformen.

Fig. 31. Eine Rhabditenzelle, zweierlei Rhabditen (*c* und *d*) enthaltend.

Das Duftorgan von *Phassus Schamyl* Chr.

I. Anatomisch-histologischer Teil.

Von

Dr. P. Deegener

(Berlin).

Mit Taf. XIV.

Im folgenden teile ich die Ergebnisse einer Untersuchung des Duftorgans von *Phassus Schamyl* ♂ mit, zu welcher mir der Verfasser des zweiten zur vorläufigen Ergänzung dienenden ethologischen Teils vorliegender Arbeit das Material freundlichst zur Verfügung stellte. Die Resultate sind naturgemäß in mehr als einer Hinsicht lückenhaft, weil die mir übergebenen Tiere nicht für eine histologische Bearbeitung vorbereitet und in Alkohol konserviert waren, und weil ich lebendes Material nicht zur Verfügung hatte. — Die Ergebnisse der Untersuchung sind folgende:

Der duftbereitende Apparat liegt wie bei *Hepialus hectus* L. an den Tibien der Hinterbeine, erreicht jedoch bei weitem nicht den hohen Grad der Vollkommenheit, namentlich in der Ausbildung der Drüsenzellen, durch welche bei *Hepialus hectus* die ganze Tibia kolbenartig aufgetrieben wird. Soweit es sich an den getrockneten und in Alkohol aufbewahrten Stücken konstatieren läßt, ist die Tibia des dritten Beinpaars nicht kräftiger entwickelt, als bei den übrigen Beinen, und scheinbar auch in ihrer Gestalt nicht sehr erheblich modifiziert. Die fünfgliedrigen Tarsen der Hinterbeine sind etwas schwächer entwickelt und dürtiger beschuppt, als die der Vorder- und Mittelbeine. Wahrscheinlich werden die Hintertarsen zum Kriechen und Anklammern von dem männlichen *Phassus* ebensowenig noch benutzt, wie von dem weiblichen *Hepialus hectus*, und wir sehen hier den ersten Schritt zu der Rückbildung getan, welche der Hintertarsus bei dem männlichen *Hepialus hectus* erleidet.

An der hinteren Fläche der Tibia (Fig. 2), welche etwas gegen die Basis des Abdomens geneigt erscheint, stehen die langen, dicht gedrängten Duftschuppen (*Ds*) in mehreren Längs- und Querreihen, ohne jedoch eine durchaus regelmäßige Anordnung erkennen zu lassen. Ihre Insertionsbecher beginnen nahe dem Tibiofemoralgelenk und lassen das distale Fünftel der Tibia frei. Die Duftschuppen erreichen eine Länge von 5—6 mm und werden distalwärts nur wenig kürzer. Ob die stumpfwinklige Biegung der distalen Schuppen, durch welche ihre äußere Hälfte nach hinten gerichtet wird, nur eine Folge der Präparation ist, oder dem natürlichen Verhalten entspricht, muß ich unentschieden lassen.

Außerhalb des Duftfeldes ist die ganze Oberfläche der Tibia dicht mit Haarschuppen besetzt, deren Insertionsbecher von denen der Duftschuppen sich leicht durch ihre geringere Größe unterscheiden, an der Grenze des Duftfeldes aber verschiedene Übergänge erkennen lassen.

Das Duftfeld selbst (Fig. 2 *Df*) ist gegen die übrige Oberfläche der Tibia deutlich abgegrenzt durch eine scharfe Linie, welche an der Basis der Tibia einen Teil der Gelenkfläche bildet und das ganze Duftfeld umzieht. Sie läuft, nur an einer Stelle in der Nähe des distalen Endes unterbrochen und in mehrere Stränge aufgelöst, in sich selbst zurück. Am distalen Ende ragt das Duftfeld in Gestalt eines stumpfen Hückers über die Tibienoberfläche hinaus, welcher nur etwa zur Hälfte noch mit Duftschuppen besetzt ist. Zwischen diesem und der Gelenkfläche des Tibiotarsalgelenkes liegen noch zwei weitere stumpfe Hücker mit abgerundeten Konturen, welche nicht immer in der dargestellten (Fig. 2) Weise zur Beobachtung gelangten, sondern mehr unregelmäßige Umrisse zeigen können, ein Verhalten, welches möglicherweise als eine Folge der Schrumpfung durch die Behandlung mit Alkohol angesehen werden kann. Nach Behandlung mit Kalilauge und Färbung in einem Gemisch von Pikrinsäure und Säurefuchsin erscheint das Duftfeld blaßrot, die Grenzlinie, welche um dasselbe herumläuft, sowie die Ränder der Hücker tief rot, das Chitin der übrigen Teile gelb. Noch innerhalb der Grenzen des Duftfeldes finden sich an dessen Rändern Schuppen, welche in ihrem Bau und der Beschaffenheit ihrer Insertionsgruben den gewöhnlichen Schuppen vollkommen gleichen und durch Zwischenformen in die echten ~~Duft~~schuppen übergehen; nirgends aber finden sich Duft- und Haarschuppen untermischt. — Die Duftschuppen zeigen bei *Phassus* gerade das umgekehrte Verhalten, wie bei *Hepialus hectus*. Während sie bei dem

letzteren an ihrem distalen Ende keulenförmig anschwellen, liegt die Erweiterung bei *Phassus* nahe der Basis (Fig. 1 und 2 *Ds*). Die erweiterte basale Partie verengt sich in der Regel sehr allmählich und läuft in einen langen Endteil aus, welcher in den meisten Fällen vor der distalen Spitze wieder schwach anschwillt. Am proximalen Ende besitzt jede Duftschuppe einen kurzen, mit einer zartwandigen, knopfförmigen Anschwellung versehenen Stiel, mittels dessen sie in der Insertionsgrube eingekeilt ist. Am Stiel und an der Basis zeigt das Chitin der Duftschuppen ein maschig-körneliges Gefüge. Im übrigen ist der ganze erweiterte Abschnitt dicht und deutlich der Länge nach gestreift und die zarten Leisten, von welchen die Streifung herrührt, stehen durch zahlreiche äußerst feine Querleisten miteinander in Verbindung (Fig. 3). Von den Längsleisten tritt eine nicht ganz konstante Anzahl stärker hervor und diese scheinen sich distalwärts in feinere Äste aufzulösen und basalwärts den übrigen, zarteren Längsleisten als Stütz- und Ausgangspunkt zu dienen. Nach dem verdünnten Ende zu wird das Chitin stärker und die Längs- und Querleisten verbreitern sich derart, daß die Partien, welche sie zwischen sich fassen, in Gestalt runder oder elliptischer, dünnhäutig geschlossener Poren erscheinen, welche hier und da ineinanderfließen. Die Längsleisten beschreiben hier eine sehr gestreckte Schraubenwindung. Am äußersten Ende ist die Duftschuppe abgerundet, zarthäutiger und entbehrt einer terminalen Öffnung. Der Querschnitt der Duftschuppen ist an ihrem verschmälerten Ende in der Regel kreisförmig, seltener schwach elliptisch. Von der Chitinwand, welche ein vollkommen einheitliches, nirgends von Balken oder Röhren durchsetztes Lumen umschließt, springen die Leisten radiär als stumpfbegrenzte Chitinverdickungen nach außen vor. Proximalwärts wird der Querschnitt mehr elliptisch und unregelmäßig, um schließlich sehr mannigfache Formen anzunehmen, da sich die ausgedehnte dünne Wand mehrfach in Falten legt. Diese Falten sind es, welche bei der Betrachtung der ganzen Schuppe als kräftiger hervortretende Längslinien erscheinen; denn die Leisten sind überall gleichmäßig und proximal nur wenig schwächer entwickelt, als distal. Auch in der erweiterten proximalen Partie ist der Hohlraum durchaus einheitlich, aber pflegt hier in der Nähe der Basis in wechselnder Ausdehnung eine granulöse, geronnene Masse zu enthalten, welche mehr Vorliebe zu Säurefuchsin als zu Pikrinsäure erkennen läßt und über deren Natur und Bedeutung (Duftstoff?) ich nichts aussagen kann.

Der Bau der Duftschuppen läßt vermuten, daß das Sekret der

gleich näher zu besprechenden Drüsenzellen in ihren Hohlraum hineinfließt und osmotisch durch die zarten Wandstellen zwischen den Leisten nach außen gelangt. Man könnte auch annehmen, daß die Rinnen zwischen den Verdickungsleisten an der Außenseite der Duftschuppen die Bahnen abgeben, welche das durch die Duftporen austretende Drüsensekret fortleiten und über eine große Verdunstungsfläche ausbreiten; aber dann läßt sich der weite Hohlraum nicht recht verstehen und es zwingt überhaupt nichts zu der letzteren Annahme, da die dünnen Wandstellen der Diffusion sicher keine Schwierigkeit bereiten. Die Verdickungsleisten geben den zarten Schuppenwänden die erforderliche Resistenz.

Die Duftporen (Fig. 2 *Dp*), welche nur im Bereich des Duftfeldes entwickelt sind, unterscheiden sich von den Alveolen der übrigen die Tibia bekleidenden Schuppen durch ihre Größe und dadurch, daß sie das Integument von der äußeren bis zur inneren Fläche durchsetzen, während alle übrigen Alveolen innerhalb der Chitinschicht durch einen zelligen Pfropf der Matrix blind geschlossen werden. Ob sich bei dem lebenden Tier die Duftschuppen während der sexuellen Erregung aufrichten und spreizen, kann ich in Ermangelung eigener Beobachtungen nicht angeben; aber aus der Analogie mit den übrigen Lepidopterenmännchen, welche ein Duftorgan besitzen, wird es wahrscheinlich. Es müßte sich dann um einen Akt der Erektion handeln infolge des reichlichen Zuflusses von Drüsensekret; denn Muskeln als Erektoren der Schuppen fehlen in der Tibia. Jede Alveole läuft nach außen in zwei Schüppchen aus, welche so orientiert sind, daß sich die Duftschuppen nur in einer Ebene bewegen können (Fig. 3 *Dp*, *S*).

Die Chitinbekleidung der Tibia erleidet im Bereich des Duftfeldes eine geringe Modifikation. Sie besteht sonst aus einer äußeren, kräftigen, sehr deutlich senkrecht zur Oberfläche gestreiften Lamelle, auf welche nach innen eine vornehmlich an der vom Duftfeld abgewandten Tibienseite schwache nur sehr undeutlich parallel zur Oberfläche gestreifte Lamelle folgt, welche dem Matrixepithel unmittelbar aufliegt. In der Farbmischung nach VAN GIESON nimmt die äußere Lamelle Pikrinsäure auf, die innere dagegen Säurefuchsin. Im Bereich des Duftfeldes wird die äußere (gelbe) Lamelle dünn, während die innere (rote) sich stark verdickt (Fig. 1 *Ch*).

Die Matrixschicht, welche die Chitinwand innen auskleidet, erscheint in Gestalt eines nur im Umkreis der Duftschuppenstiele unterbrochenen Plattenepithels mit ziemlich zahlreichen Kernen und ohne

erkennbare Zellgrenzen (Fig. 1 und 4 *Ep*). Einen Einblick in die feinere Struktur dieses Epithels sowie der Kerne gestattete der Erhaltungszustand nicht. Die innerste Wand der Tibia, welche den zentralen nur von den Beinmuskeln (Fig. 4 *mu*) und einigen Tracheen-ästen (*tr*) durchzogenen Hohlraum direkt begrenzt, wird von einem bindegewebigen Häutchen mit spärlich eingestreuten Kernen gebildet (Fig. 1 und 4 *Bl*). Diese scheint außerhalb des Duftfeldes nicht durchaus geschlossen zu sein, wobei allerdings im Auge zu behalten ist, daß die Konservierung für die Erhaltung des zarten Häutchens nicht günstig war. Es schmiegt sich stellenweise dem Epithel eng an, hebt sich an andern Stellen deutlich von ihm ab und tritt zum Teil auch auf die Muskeln über. Im Bereich des Duftfeldes wird die Bindegewebshaut zur inneren Auskleidung der Drüsenzellen, welche zwischen ihr und dem Epithel liegen.

Die Drüsenzellen (Fig. 1 und 4 *Dx*) bilden keineswegs eine kontinuierliche Lage, sondern schieben sich einzeln oder in Gruppen zwischen die Bindegewebshaut und das Epithel ein. Sie liegen stets in unmittelbarer Umgebung der zarthäutigen, knopfförmigen, in der Regel in einem spitzen Winkel gegen das proximale Ende der Tibia geneigten Anschwellung des Duftschuppenepithels (Fig. 1), ohne sie jedoch in allen Fällen allseitig einzuschließen. Ob diese eine Öffnung zur Aufnahme des Drüsensekretes besitzt, bleibt zweifelhaft. An dem mir vorliegenden Material läßt sie sich nirgends mit genügender Sicherheit nachweisen. Übrigens ist es sehr wohl möglich, daß der Duftstoff durch Diffusion in den Hohlraum der Stielkeule gelangt, der ein Duftreservoir darzustellen scheint. An den drüsenfreien Stellen des Duftfeldes legt sich die Bindegewebshaut entweder dem Epithel eng an, oder der Raum zwischen beiden ist von geronnener Hämolymphe ausgefüllt.

Wie schon erwähnt, liegen die Drüsenzellen entweder einzeln oder zu Gruppen vereinigt. Am stärksten häufen sie sich am distalen Ende des Duftfeldes (Fig. 1) und hier pflegt der ganze Drüsenkomplex vom Epithel durch einen Blutraum (*Bl*) abgedrängt und an der Wand der distalen, nicht mehr vom Duftfeld eingenommenen Tibienpartie durch die Bindegewebshaut suspendiert zu sein. Zu einer so starken Häufung der Drüsenzellen kommt es an keiner andern Stelle.

Das Plasma der Drüsenzellen ist wabig-granulös und färbt sich intensiv gelb (Pikrinsäure), während die zarten Konturen in der *VAN GIESONS*chen Farbmischung einen violetten Ton annehmen. Wo zwei Drüsenzellen eng aneinandergepreßt liegen, verschwinden die Grenzen

und es ist oft schwer oder unmöglich, im einzelnen Falle zu entscheiden, ob man nur eine oder mehrere Zellen vor sich hat. Der Kern gibt kein sicheres Kriterium; denn wie z. B. bei *Nisoniades laevis* L. scheinen alle Drüsenzellen mehrere Kerne zu enthalten. In einzelnen Fällen fand ich vier kleinere Kerne in der Umgebung eines großen, gewöhnlich langgestreckten Kerns. Hinsichtlich ihrer feineren Struktur ließen meine Präparate keine Unterschiede zwischen den nur der Form und Größe nach verschiedenen Kernen erkennen. Inwiefern die Mehrkernigkeit auf die Verschmelzung mehrerer Drüsenzellen zurückgeführt werden kann, entzieht sich meiner Beurteilung. Vielleicht gibt die Entwicklungsgeschichte einmal Auskunft darüber.

Der übrige Hohlraum der Tibia wird nur von den Muskeln durchzogen, welche den Tarsus bewegen, und von einigen Tracheen-ästen. Hämolymphreste konnte ich nur zwischen der Bindegewebshaut und den übrigen Geweben nachweisen. Ob hier der Blutdruck ähnlich wirkt, wie ich es für *Hepialus hectus* als wahrscheinlich angenommen habe, läßt sich nur entscheiden an der Hand eines reichlichen Materials, welches alle hierfür in Frage kommenden Zustände enthält.

Eigentliche Schutztaschen zur Aufnahme der Tibien, in welchen diese wie bei *Hepialus hectus* verborgen werden könnten, ließen sich an dem mir zur Verfügung gestellten Material nicht nachweisen; wohl aber glaube ich deren Äquivalent in einer seichten Vertiefung jederseits an der Basis des Abdomens erkennen zu können. Die beiden Vertiefungen sind ventral durch einen ziemlich breiten stärker chitinisierten Zwischenraum der Bauchdecke voneinander getrennt und reichen seitlich bis zu einer Linie, welche man sich rechts und links von der Flügelwurzel gerade nach hinten gezogen denken kann. Ihre Gestalt ist bohnenförmig, die konkave Seite ist nach hinten, die konvexe nach vorn gerichtet. Die von einem stärkeren niedrigen Chitinwall umzogene Grube scheint von einer dünnen, elastischen Haut ausgekleidet zu sein. Der hintere Rand wird von einer Falte gebildet, deren äußere Umgrenzung die Fortsetzung des die Grube umziehenden Chitinwalles darstellt. Dorsal- und ventralwärts seicht abfallend ist die Erhebung der Faltenkante in ihrer Mitte am höchsten. Indem diese zipfelförmige Falte sich nach vorn überklappt, umschließt sie eine kleine Tasche, welche sich nach vorn öffnet. Durch diese Falte erhält die Grube ihr nierenförmiges Aussehen. Die in Alkohol konservierten Tiere zeigten zum Teil die Tibia dicht an diese Grube angepreßt, und wahrscheinlich werden die Duftschuppen in der Ruhe

wenigstens zum Teil in die hintere Tasche aufgenommen, von der zipfelförmigen Falte bedeckt und in ihrer geschützten Lage fixiert. Zur Aufnahme der ganzen Tibia erscheint die Tasche zu klein. Allerdings würde aber erst die Untersuchung frischen Materials Aufschluß darüber geben können, in welchem Maße die Elastizität des Grubenbodens ein Verbergen der Duftorgane möglich macht. Jedenfalls ist es interessant genug, daß sich bei dem kaukasischen Verwandten von *Hepialus hectus* eine der Schutztasche homologe Bildung zugleich mit dem tibialen Duftapparat vorfindet.

Im vorstehenden habe ich eine Beschreibung des Duftorgans der Tibia von *Phassus Schamyl* gegeben. Ich will nun zum Schluß noch einen Vergleich zwischen der Tibia von *Phassus Schamyl* und *Hepialus hectus* anstellen, weil ich glaube, daß das Duftorgan des kaukasischen Hepialiden als eine primitivere Form angesehen werden kann, von welcher sich das höher entwickelte unsrer einheimischen Art ableiten läßt.

Hinsichtlich der äußeren Gestalt ist eine Ähnlichkeit unverkennbar; sie spricht sich aus in der übereinstimmenden Lage des Porenfeldes, durch welche das Anpressen der Duftscluppen an die ventrale Basis des Abdomens in der Ruhelage ermöglicht wird, sowie durch die Lokalisierung des Duftfeldes und seine Abgrenzung gegen die übrigen Partien der Tibienwand durch eine Rinne, welche im Umkreis der Porenwand von einer Leiste umgeben ist. Die Tibia von *Phassus* ist reicher mit Duftscluppen ausgestattet und das Porenfeld erscheint größer, wenn es auch nicht wie bei *Hepialus hectus* (vgl. Fig. 2 meiner Arbeit über das Duftorgan von *Hepialus hectus*, diese Zeitschr. LXXI, 2, 1902) bis zum distalen Tibienende reicht. Auf den Unterschied im Bau der Duftscluppen habe ich schon hingewiesen, und das Vorhandensein eines in seiner Entwicklung nur erst schwach beeinflussten Tarsus ist ein Anzeichen dafür, daß es sich in *Phassus* mit Rücksicht auf das Duftorgan um die primitivere Form handelt. Der histologische Bau läßt bei beiden Species den gemeinsamen Grundtypus erkennen. Auf das Epithel folgen nach innen die sehr verschieden entwickelten Drüsenzellen, und diese sind in beiden Fällen nur an ihrer Innenseite von einer aus abgeplatteten Zellen gebildeten bindegewebigen Hüllhaut umgeben (vgl. *Hepialus hectus* Fig. 4 Bh; *Phassus* Fig. 1 Bh). Bei aller sonstigen Verschiedenheit, namentlich in der Größe, haben die Drüsenzellen außer ihrer relativen Lage den Besitz mehrerer Kerne gemeinsam.

Unter Berücksichtigung aller dieser Merkmale, sowie des

Umstandes, daß sich bei beiden Formen ein Schutzorgan für die Duftschuppen an der Basis des Abdomens vorfindet und daß die Lebensweise und Werbung (vgl. den ethologischen Teil) der Tiere eine große Übereinstimmung zeigt, kann man sich unter Vorbehalt der von dem Studium der Entwicklungsgeschichte zu erwartenden Aufschlüsse vorläufig folgendes Bild von der Entstehung des Duftorgans bei *Hepialus hectus* aus einem dem von *Phassus Schanagl* ähnlichen konstruieren. Das Agens bei der weiteren Ausbildung war jedenfalls mit der höheren Vervollkommenung der Duftdrüsen als Produzenten des Lockduftes gegeben. Ob hier nur die sexuelle Selektion (deren Wirkung durch das Verhalten des weiblichen *Hepialus hectus* sehr wahrscheinlich gemacht wird), oder auch äußere Einwirkungen in Betracht kommen, läßt sich schwer entscheiden. Mit Rücksicht auf die letzteren könnte man namentlich daran denken, daß die Vorfahren von *Hepialus hectus* größer waren, als ihre jetzt lebenden Deszendenten, und unter dem Einfluß äußerer Faktoren (Ernährung, Klima), welchem sie bei ihrer Ausbreitung unterworfen wurden, an Körpergröße verloren. Diese Größenabnahme hätte sich dann natürlich auch auf die Tibia erstrecken müssen und zu einer Verringerung des Volumens der im Geschlechtsleben der Tiere anscheinend so wichtigen Duftsubstanz geführt. Da aber nichts zu der Annahme berechtigt, daß mit der Abnahme der Körpergröße auch die Sinnesempfindlichkeit, in unserem Falle der Geruchssinn, gesteigert werde, so mußte die Verkleinerung des Duftorgans nachteilig wirken, wenn sie nicht in anderer Weise kompensiert wurde, nämlich durch die relative und absolute Größenzunahme der duftbereitenden Drüsen. Wodurch aber auch immer diese Vergrößerung veranlaßt wurde, jedenfalls muß man annehmen, daß bei den Ascendenten von *Hepialus hectus* außer den Duftdrüsen in der Tibia die Muskeln gelegen haben, welche den jetzt ganz rudimentären Tarsus bewegten und bei *Phassus* noch wohl entwickelt sind. Bei dem Schwund der Muskeln und der Rudimentation des Tarsus können zwei Faktoren mitgewirkt haben. Das Weibchen von *Hepialus hectus*, welches den dem Männchen früher eignen Tarsus noch besitzt, benutzt diesen niemals wie die Tarsen der vorderen Beinpaare. Wie sich *Phassus* in dieser Beziehung verhält, weiß ich nicht. Die Verkümmerung des Tarsus war also entweder eine Folge des Nichtgebrauchs, beim Männchen sicher wohl veranlaßt durch die Gewohnheit zum Schutz der Duftschuppen die Hinterbeine an das Abdomen anzupressen; oder zweitens beeinflusste die starke Entwicklung der Drüsenzellen die Muskeln so

nachhaltig, daß sie schließlich ganz verschwanden, und nahmen eine so reichliche Ernährung für sich in Anspruch, daß der Tarsus verkümmern mußte. Am wahrscheinlichsten ist es wohl, daß beide Faktoren gleichzeitig wirkten; denn aus der Rudimentation des Tarsus läßt sich wohl der Schwund der Muskeln, nicht aber aus letzterem verstehen, daß die Drüsenzellen nun auch größer werden mußten. Vielmehr hat allem Anschein nach die starke Entwicklung der Drüsenzellen auch dazu geführt, daß die Tibia sich auf Kosten des Tarsus verdickte und keulenförmig anschwell. Eine Erklärung verlangt noch der Umstand, daß der rudimentäre Tarsus bei *Hepialus hectus* nicht am distalen Ende der Tibia gefunden wird, sondern auf der dem Duftfeld abgewendeten Seite proximalwärts verlagert ist (vgl. Fig. 1 meiner Arbeit über *Hepialus hectus*). Vergleicht man hierzu die eben erwähnte Figur mit Fig. 2 (*Phassus*), so erkennt man leicht, daß bei einer Vergrößerung des Duftfeldes bei *Phassus*, welche nur in der Richtung nach dem distalen Ende stattfinden kann, weil proximal das Porenfeld an das Tibiofemoralgelenk angrenzt, seitlich aber eine Vermehrung der Drüsenzellen und damit der Duftporen durch die schon stark vergrößerten Drüsenzellen selbst Einhalt geboten wurde, der Tarsus mehr und mehr an die dem Duftfeld gegenüberliegende Seite gedrängt werden und sich der Basis der Tibia nähern mußte, d. h. daß die Lagenveränderung des Tarsus bedingt wurde durch das Auswachsen der Tibia über das Tibiotarsalgelenk hinaus. Die Entfernung der Insertion des rudimentären Tarsus vom distalen Ende der Tibia gibt also den Maßstab ab für die Verlängerung der Tibia über ihre ursprüngliche Größe hinaus. Die Abnahme in der Anzahl der Poren, Duftschuppen und Drüsenzellen war mit der Vergrößerung der Drüsenzellen und der im Vergleich mit ihrer Größenzunahme nur geringen Erweiterung des Tibienhohlraumes notwendig bestimmt. Indem die Drüsenzellen mehr oder minder senkrecht zur Wand des Porenfeldes anwuchsen, mußten sie mit ihrer vom Duftporus abgewandten Wand das bindegewebige Häutchen vor sich herschieben und der dem Duftfeld gegenüber liegenden Tibienwand schließlich bis zur Berührung nähern. Diese Teile der Bindegewebshaut sind dann entweder später verschwunden, oder mit denjenigen Partien der Bindegewebshaut verschmolzen, welche bei *Phassus* die dem Duftfeld abgewandte Seite der Tibia innen auskleidet. Bei der Fig. 4 (von *Hepialus hectus*) würde dann diesem Verschmelzungsprodukt entsprechen. Auf Grund dieses Vorganges, mag nun das den Drüsen anliegende Blatt verschwunden

oder mit dem andern verschmolzen sein, muß natürlich im Bereich des Duftfeldes an der Innenseite des Epithels das Häutchen fehlen, und das ist auch bei *Hepialus hectus* in der Tat der Fall. Bemerkenswert ist noch, daß die Bluträume bei *Phassus* sich nur zwischen dem Epithel und der Hüllhaut finden, in beiden Fällen also die Drüsenzellen von der Hämolymphe direkt umspült werden. Der primäre Tibienhohlraum, in welchem bei *Phassus* Muskeln und Tracheen liegen, ist bei *Hepialus hectus* ganz zum Schwund gebracht. Hier ist an der inneren Seite der Tracheen die Hüllhaut ebensowenig nachweisbar, wie zwischen den Tracheen und dem Epithel; sie scheint also in der ganzen Umgebung der Tracheen geschwunden zu sein.

Während der Verlust der übrigen Schuppen (Haarschuppen) an der Tibia sich leicht in Zusammenhang mit der vollkommeneren Ausbildung der das Duftorgan in der Ruhe aufnehmenden Schutztaschen in ursächliche Verbindung bringen läßt, bin ich bei der Erklärung der verschiedenen Ausbildung der Duftschuppen bei *Phassus* und *Hepialus hectus* auf die Vermuthung angewiesen, daß die Produktion reichlicherer Sekretmassen die Befestigung der proximalen Schuppenwände notwendig machte und eine Umformung zur Folge hatte, welche bei *Hepialus hectus* in der beschriebenen Weise realisiert ist. Denn man kann daran zweifeln, daß die zarten Wände der Duftschuppen von *Phassus* einem gesteigerten Druck den erforderlichen Widerstand zu leisten vermöchten. Vielleicht schlossen sich die Falten der proximalen Anschwellung zu den Kanälen, welche bei *Hepialus hectus* den proximalen Abschnitt der Duftschuppen durchziehen und erweiterte sich dafür die nur schwach angedeutete Endanschwellung von *Phassus* zu der distalen Keule, welche bei *Hepialus hectus* entwickelt ist.

Zum Schlusse sei noch über die Werbung und den Flug von *Hepialus hectus* folgendes nachgetragen: Durch wiederholte Beobachtungen fand ich BARRETT'S (CH. G. BARRETT, Singular habit of *Hepialus hectus*. Entomol. Monthly. Mag. vol. XXIII, p. 110) Angabe betreffend die Copulation bestätigt; aber auch an meinen früheren Angaben kann ich nichts ändern. Die Weibchen setzen sich häufig, jedoch stets erst nachdem sie eine Zeitlang mit einem oder meist mit mehreren Männchen vereint geflogen haben, in der Nähe der Flugstelle der letzteren an einem Grashalm nieder und erwarten hier die Annäherung des männlichen Tieres. In den meisten Fällen wurde dann die Copulation in der von BARRETT beschriebenen Weise

vollzogen. Nicht selten aber auch blieb das Weibchen unbeachtet, sei es, daß das Männchen es nicht finden konnte, sei es, daß die sexuelle Auslese dahin führte, das betreffende Weibchen zu verschmähen, eine Annahme, welche mit Rücksicht auf die bekannte *rabies sexualis* der Lepidopterenmännchen allerdings etwas gewagt erscheint.

Für die Erscheinung, daß die Copulation bald im Fluge, bald in der eben erwähnten Weise erfolgt, habe ich keine befriedigende Erklärung gefunden; doch scheint mir die Möglichkeit nicht ausgeschlossen, daß die speziellen örtlichen Verhältnisse hiermit in Zusammenhang stehen. Der erste Fall trat da ein, wo Graswuchs fast ganz fehlte und der Boden mit Moos und ringsum mit Sträuchern (namentlich *Rubus* und *Corylus*) bedeckt war. Auf freien Plätzen mit spärlichem Graswuchs dagegen setzte sich das Weibchen, soweit ich es beobachtet habe, stets an einen Grashalm, um die Annäherung des Männchens abzuwarten, mit welchem es vorher gependelt hatte. In beiden Fällen aber ist es das Weibchen, welches das andre Geschlecht zuerst aufsucht, wahrscheinlich geleitet und angezogen durch den Lockduft.

II. Ethologischer Teil.

Von

Chatschatur Schaposchnikow.

Eine Reihe von mehr oder weniger sorgfältig angestellten auf mehr als hundert Exemplare sich erstreckenden Beobachtungen gestattet mir die folgenden Tatsachen zu veröffentlichen, welche, wie ich glaube, mit einiger Wahrscheinlichkeit zur Lösung der Frage nach der Bedeutung des Duftorgans im Leben des *Phassus Schamyl* beizutragen imstande sind.

Die Schmetterlinge fliegen unmittelbar nach Sonnenuntergang in der Dämmerung. Doch erscheinen nicht beide Geschlechter gleichzeitig, sondern zuerst das Männchen und einige Minuten später das Weibchen. Auch beträgt die Dauer des Fluges beim Weibchen etwas mehr (20 Minuten), als beim männlichen Tier, welches nicht länger als 10—15 Minuten fliegt. Ebenso wird hinsichtlich des Beginnes des Fluges eine Verschiedenheit beobachtet. Die Schmetterlinge

fliegen in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle am Saume eines Waldes, an feuchten Stellen und sie erscheinen gewöhnlich aus dem Dickicht der Sträucher, ein wenig über dem Gras oder den Pflanzen schwebend, welche ihre Flugstellen bedecken, und fliegen ungefähr parallel dem Waldsaum. Hierbei bemerkt man schon von vornherein einen Unterschied zwischen beiden Geschlechtern. Das Männchen fliegt schneller und zwar in einer kurzen scharfwinklig abgebrochenen, unregelmäßigen, in verschiedenen Ebenen gelegenen Zickzacklinie, um dann in einer nicht sehr großen Einbuchtung der Waldisiere mit dem »Pendeln« zu beginnen. Nachdem es zuweilen einige Kreise beschrieben hat, fliegt es auf einen neuen Platz und pendelt dort längere Zeit.

Das Weibchen fliegt ein wenig langsamer und man bemerkt keine scharfen Ecken in ihrer Fluglinie. Diese liegt fast ganz in einer Ebene und stellt sich dar als eine Schlangenlinie, ungefähr wie die Projektion des männlichen Zickzackfluges auf eine Ebene. Das Weibchen »pendelt« wie das Männchen, aber mit geringerer Ausdauer; gewöhnlich gelang es, dasselbe in der Gesellschaft von ein oder zwei Männchen pendelnd zu finden und zwar flog dann das Weibchen entweder weiter, nachdem es mit dem Männchen zusammen gependelt hatte, oder es setzte sich rasch auf den Zweig eines nahe stehenden Strauches in gleicher Entfernung vom Erdboden wie das pendelnde Männchen, welches sich dann auf das sitzende Weibchen stürzte. Nachdem in wenigen Augenblicken, während das Männchen auf dem Körper des Weibchen sitzt, das Ende des männlichen an dem des weiblichen Abdomens befestigt ist, läßt sich das Männchen nach hinten herabfallen, so daß es nur noch mittels der Copulationsorgane am Weibchen befestigt ist. In dieser Lage gleicht die Gestalt der Schmetterlinge einem zusammengerollten vertrockneten Blatte. Diese Ähnlichkeit kann ihnen um so mehr zum Schutze dienen, als bei den Pflanzen, auf welchen sie gewöhnlich sitzen (wie z. B. Haselsträucher, Holunder), die an den Zweigen vertrockneten Blätter in Größe, Form und Färbung dem sitzenden Schmetterlinge sehr ähnlich sind. Die Verschiedenheit des Fluges beim Männchen und Weibchen scheint mit der Form der Flügel in Zusammenhang zu stehen: das Männchen hat nämlich viel spitzere Vorderflügel und an deren Außenrand einen ziemlich tiefen Ausschnitt. Für den Flug kann dieser Unterschied in unserm Fall dadurch von Vorteil sein, daß er den Falter in den Stand setzt, die Richtung des Fluges plötzlich umzukehren, was namentlich den Pendelflug erleichtert. Ist diese Auf-

fassung richtig, so wird es verständlich, warum das Männchen, welches stärker pendelt, für den bezeichneten Flug in höherem Grade geeignete Flügel besitzt, als das Weibchen. Ein weiterer Unterschied liegt in der Behaarung der Flügel: beim Männchen sind die Vorderflügel auf der Unterseite im zweiten Feld vom Vorderrand, in einigen Hinterrandfeldern und auf einem Querband parallel zum Außenrand und die Hinterflügel auf der Oberseite an der Wurzelhälfte und auf der Unterseite am Innenrande mit langen, dünnen, zarten Härchen bedeckt. Diese Härchen sind dagegen bei dem Weibchen nur sehr unbedeutend entwickelt. Mit diesem Unterschied in der Behaarung beim Männchen und Weibchen steht *Phassus Schamyl* nicht isoliert unter den Hepialiden: gute Beispiele hierfür geben *Zelotypia stacei* Scott. und viele andre *Phassus*-Arten.

Auf Grund der Untersuchungen mehrerer Vertreter der Hepialiden kann man zu folgendem allgemeinen Schlusse gelangen: Bei den Arten mit zugespitzten Vorderflügeln und geschweiftem Außenrande finden sich, so weit mir bekannt, wohl entwickelte Härchen¹⁾; dagegen besitzen die Hepialiden mit einfachen, ganzrandigen Flügeln diese langen Härchen nicht. Hieraus ergibt sich, daß ein Zusammenhang besteht zwischen dem charakteristischen Fluge und der Haarbekleidung der Flügel. Ich bedaure sehr, daß es mir nicht gelang, in der Literatur Angaben über die Art des Fluges der genannten Hepialiden zu finden, auf Grund deren sich die Frage nach der Bedeutung der Haare entscheiden ließe. Man könnte an folgende Möglichkeiten denken:

1) Vergrößerung der Oberfläche des Flügels ohne Verstärkung des Widerstandes der Luft beim Emporheben der Flügel, wie dies beispielsweise der Fall ist unter den Coleopteren in den Familien der Trichopterygiden und Hydroscophiden, den Lepidopteren bei Tineinen in den Gattungen *Coleophora* und *Nepticula*, bei den Trichopteren s. Phryganeiden z. B. bei der Gattung *Hydroptila*, ferner bei den Physopoden s. Thysanopteren, unter den orthorhaphen Dipteren bei den Nematoceren (z. B. *Phlebotomus* und *Psychoda*) und schließlich bei den Hymenopteren in der Familie der Proctotrypiden (*Mymaridae*)².

Ich will hier besonders darauf aufmerksam machen, daß es sich

¹ *Zelotypia stacei* Scott.

Leto renus Stoll.

Oenetus hectori Butl.

Phassus giganteus Herr. Schaf.

Phassus argionides Walk.

Phassus argetifirus Walk.

² JAKOBSON in: »Hor. Soc. Ent. Ross.« 1901. S. IV—V.

bei den angeführten Formen um die kleineren Vertreter der Insektenwelt handelt.

2) Können die Haare die Aufgabe haben das Geräusch zu vermindern, welches bei den schnellen Bewegungen der Flügel und bei starken Wendungen des pendelnden Schmetterlinges notwendig entstehen muß.

Gegen die erste Erklärung spricht sowohl die Lage als auch die Gestalt der Härchen bei den Hepialiden. Sie sind zu zart und stellen bei einigen Arten, wie z. B. *Zelotypia stacei* Scott, einen langen weichen Flaum dar.

Ferner stehen sie nicht gerade von dem Rande des Flügels ab, sondern finden sich an den Vorderflügeln in der Nähe des Vorderandes, quer über die Mitte verlaufend, und in der Nähe des Hinterandes auf den Hinterflügeln, jedoch nur auf der inneren Hälfte jedes Flügels und bei einigen Arten ebenso angeordnet wie an den Vorderflügeln. Diese Tatsachen bestätigen vielmehr sehr gut die zweite Vermutung, daß es sich bei den Härchen um ein Mittel handelt einen geräuschlosen Flug hervorzubringen. Und diese Vorrichtung zu einem geräuschlosen Fluge besitzt besonders das männliche Geschlecht, dessen Flug namentlich ohne sie mit Geräusch verbunden sein müßte. Es fragt sich nur, ob die Geräuschlosigkeit des Fluges eine biologische Bedeutung hat.

An den Stellen, an welchen, und in der Zeit, zu welcher *Phassus Schamyl* fliegt, können wohl nur die Fledermäuse als Feinde in Frage kommen. Es gelang mir nicht selten, da, wo *Phassus Schamyl* sich pendelnd aufhält, mehr oder weniger häufig fliegende Fledermäuse zu beobachten. Nach sorgfältigem Suchen gelang es mir an zwei oder drei Stellen Flügelreste zu finden. Beim Vergleich der Zahl dieser Reste mit der Anzahl der von mir in diesem Gebiete ange troffenen Exemplare von *Phassus Schamyl* erhält man nur einen sehr geringen Prozentsatz. Jedenfalls ergibt sich aus dem Umstand, daß überhaupt Reste gefunden werden, die Tatsache, daß *Phassus Schamyl* irgend welche ihn fressende Feinde hat. Ich kann durchaus nicht mit Sicherheit behaupten, daß *Phassus Schamyl* von den Fledermäusen gefangen und gefressen wird, aber von allen möglichen Feinden sind es diese am wahrscheinlichsten, nach den Fundstellen der Flügel und der Art, wie sie zerbissen sind zu urteilen. Da nun die Fledermäuse ihre Beute nach dem Geräusche fangen, so ist es verständlich, daß die Geräuschlosigkeit des Fluges für *Phassus Schamyl* von großer Bedeutung sein muß.

Der erwähnten Ursachen wegen können weder Gesicht noch Gehör der Hepialiden sich zum Nutzen der Sexualfunktion speziell entwickeln und von den uns bekannten Sinnen kann sich nur der Geruch im Interesse der Erhaltung der Art verfeinern, also hat dieser bei dem Aufsuchen eines Geschlechtes durch das andre in erster Linie Bedeutung.

Das Weibchen legt etwa 2000 Eier, welche von unbedeutender Größe sind, aber infolge ihrer großen Anzahl eine bedeutende Masse bilden, welche das Weibchen minder beweglich als das Männchen macht. Die Männchen sind sehr leidenschaftlich. Dies zeigt sich darin, daß es mir oft gelang, zwei Männchen auf einem Weibchen sitzend zu beobachten und ich begegnete gelegentlich sogar drei und vier Männchen auf einem Weibchen. Die Männchen fliegen nämlich an den Stellen, an welchen die Weibchen ihre Eier austreuen. Wie schon erwähnt fliegen die Männchen früher als die Weibchen; sehr denkbar auch, daß ihre Brunst die Ursache ist.

Es ist auch möglich, daß das Männchen seiner sexuellen Aktivität und Leidenschaftlichkeit wegen an der für die Begegnung mit dem Weibchen günstigsten Stelle, nachdem es sie gewählt hat, nicht ruhig sitzen bleibt, sondern sich fliegend von einer Seite zur andern wirft. Bei diesem Verhalten des Männchens von *Phassus Schamyl* hätten diejenigen Tiere die meiste Aussicht Nachkommen zu hinterlassen, welche 1) die von den Weibchen am liebsten besuchten Orte am sichersten auswählen können und 2) diejenigen, welche von den Weibchen am schnellsten bemerkt werden.

Da die Tiere in der Dunkelheit geräuschlos fliegen und keine auffallende Färbung¹ haben, kann jedenfalls nur der Geruchssinn das Auffinden des andern Geschlechts vermitteln. Das Männchen, welches den intensivsten Duft ausströmt, wird demnach am leichtesten von dem Weibchen gefunden werden müssen. Unter diesen Umständen konnte bei dem Männchen der eigentümliche Duftapparat sich entwickeln. Der Aufenthaltsort und die Benutzung seines Duftapparates waren der Anlaß zu der besonderen Art seines Fluges, des »Pendelns«.

¹ Es ist sehr wahrscheinlich, daß bei *Hepialus humuli* L., einer Art. deren Männchen weiße Flügel haben, diese weiße Färbung beim Aufsuchen des gelbgefärbten Weibchens eine große Bedeutung hat, worauf DARWIN (»Die Abstammung des Menschen und die geschlechtliche Zuchtwahl«) und FRASER (»Sexual selection« in »Natura«, April 1871, S. 489) hinweisen. Wenn die genannten Forscher als Mittel zum Auffinden des Männchens durch das Weibchen nur den Gesichtssinn in Betracht ziehen, so ist dies bei ihrer Unkenntnis der Duftorgane der Hepialiden sehr begreiflich.

auf der einmal erwähnten Stelle. Aber es bleibt fraglich, ob es die einzige Bedeutung des Duftapparates ist, die Aufmerksamkeit des Weibchens auf das Männchen zu lenken. Es geschieht nicht selten, daß das Weibchen irgend ein Männchen findet, mit ihm einige Zeit zusammen pendelt und dann doch fortfliegt. Sein Flug, bevor es mit dem Männchen zusammen pendelt, und nachdem es mit ihm gependelt hat, zeigt, daß es das Männchen sucht, sich aber mit dem gefundenen Männchen nicht begnügt. Weder auf das Gesicht noch auf das Gehör des Weibchens kann ein Männchen stärker als das andre wirken (der früher erwähnten Ursachen wegen). Es ist voranzusetzen, daß der ausströmende Duft auch eine das Weibchen erregende Wirkung hat. Eine Bestätigung dieser Vermutung geben die allerdings nur unvollständigen Beobachtungen über die Vereinigung des Männchens mit dem Weibchen bei verschiedenem Wetter, daß nämlich die Weibchen bei ruhigem Wetter schneller und öfter mit dem Männchen sich verbinden, als bei windigem, d. h. unter der Bedingung, daß der Duft nicht verweht wird, sondern an einer Stelle konzentriert bleibt. Es ist sehr wahrscheinlich, daß diese beiden Funktionen des Duftapparates für die Biologie in erster Linie Bedeutung haben.

Berlin, im Mai 1904.

Erklärung der Abbildungen.

Bedeutung der Abkürzungen:

| | | |
|-----------------------------------|---------------------------|---------------------------------|
| <i>Bh</i> , Bindegewebshülle; | <i>Ds</i> , Duftschuppen; | <i>S</i> , Schüppchen des Duft- |
| <i>Bl</i> , Blut; | <i>Dz</i> , Drüsenzellen; | porus; |
| <i>Ch</i> , Chitin; | <i>Ep</i> , Epithel; | <i>sc</i> , Haarschuppen; |
| <i>Df</i> , Duftfeld (Porenfeld); | <i>fe</i> , Femur; | <i>ta</i> , Tarsus; |
| <i>Dp</i> , Duftporus; | <i>mu</i> , Muskel; | <i>ti</i> , Tibia; |
| | <i>tr</i> , Tracheen. | |

Tafel XIV.

Fig. 1. Längsschnitt durch die Tibia: letzter (distaler) Drüsenkomplex mit Duftschuppe. Vergr. 180/1.

Fig. 2. Tibia mit Porenfeld und einer Duftschuppe. Etwas schematisiert nach einem macerierten und mit Pikrinsäure + Säurefuchsin gefärbten Objekt. Vergr. 15/1.

Fig. 3. Duftporus mit dem proximalen Ende der Duftschuppe. Vergr. 360/1.

Fig. 4. Querschnitt durch die Tibia im Bereich des Duftfeldes. Vergr. 40/1.

Über den Perinealsack von *Cavia cobaya* und seine Drüsen.

Von

Dr. Siegfried Grosz.

Aus dem I. anatomischen Institute der K. K. Universität in Wien.)

Mit 5 Figuren im Text.

Im Verlaufe einer vergleichend-anatomischen Arbeit über die männlichen Geschlechtsorgane der Säuger, mit welcher ich zur Zeit im hiesigen Institute beschäftigt bin, habe ich auch Gelegenheit genommen mehrere Exemplare von *Cavia cobaya* zu untersuchen und bin hierbei auf eine Bildung aufmerksam geworden, deren Vorhandensein in der bezüglichen Literatur nicht vermerkt erscheint.

Es handelt sich um einen bei beiden Geschlechtern vorkommenden Perinealsack, in welchen zwei mächtig ausgebildete Talgdrüsenkörper ausmünden.

Über das Vorkommen eines solchen bei *Cavia* fehlt, wie erwähnt, in den einschlägigen Arbeiten von PRÉVOST und DUMAS, LEYDIG, POUSARGUES, OUDEMANS, DISSELHORST, RAUTHER jeglicher Hinweis. Auch die soeben erschienene zusammenfassende Darstellung von DISSELHORST (OPPEL, Lehrbuch der vergleichenden mikroskopischen Anatomie, IV. Teil) enthält lediglich die von RAUTHER übernommene Bemerkung, daß »Inguinal- und Analdrüsen dem Meerschweinchen fehlen«. Demgegenüber macht GROTE darauf aufmerksam, daß unter den Nagern der Hase, das Kaninchen und das Meerschweinchen im Besitze von Analdrüsen seien. Ferner finde ich zufällig in einer Arbeit von RICHARD ALTMANN »über die Fettumsetzungen im Organismus« (Archiv für Anatomie und Entwicklungsgeschichte 1899, Supplementband) »die großen Talgdrüsenkonglomerate, welche man in der Inguinalfalte des Kaninchens, am After des Meerschweinchens und anderswo findet« angeführt. Die Morphologie dieser Bildung lag wohl den besonderen Zwecken des Autors fern, und es

ist aus der angeführten Textierung und andern Stellen seiner Arbeit nicht klar zu erschen, ob er, wie ich vermute, die untersuchten Talgdrüsen als Analdrüsen angesprochen habe.

Nicht unerwähnt soll bleiben, daß in der Cyclopaedia von TODD und einer Mitteilung von FRANK J. COLE die Beschreibung eines sogenannten »intromittent sac« bei männlichen Exemplaren von *Caria cobaya* enthalten ist. Der intromittent sac ist ein vorstülplbarer Präputialsack, in welchem der Penis während der Zeit sexueller Untätigkeit ruht. Von dem Vorhandensein der an ihm beschriebenen besonderen Einrichtungen konnte ich mich wiederholt überzeugen, jedenfalls aber hat der intromittent sac mit unserm Perinealsack nichts gemein.

Als Perineal- oder Präscrotaldrüsen hat man bei den Viverrinae einen Drüsenapparat bezeichnet, dessen Sekret sich in einen zwischen Urogenitalmündung und After gelegenen Sack ergießt. Diese Drüsen kommen nach BRONN (Klassen und Ordnungen des Tierreichs, VI. Bd., S. 961) nur bei den zur Gruppe der Viverrinae gerechneten Tieren, also *Viverra*, *Genetta*, *Paradoxurus*, *Arctitis*, *Naudinia*, und auch hier in sehr verschiedener Ausbildung vor. Ihre höchste Ausbildung erreichen diese »Zibetdrüsen« bei den Arten der Gattung *Viverra*. So sind sie bei *Viverra civetta* ein Paar medianwärts aneinanderstoßende Drüsen, welche beim Männchen zwischen Penis und Scrotum gelegen sind, beim Weibchen zwischen Vagina und Anus. Das Sekret ergießt sich aus der zentralen Höhlung jeder Drüse durch zahlreiche fast mikroskopische Öffnungen in einen großen Beutel, welcher durch einen sagittalen Schlitz, länger als Vulva oder Anus, mit der Außenwelt kommuniziert. Die Innenfläche des Beutels, welcher dem Zibet zum Reservoir dient, ist behaart und durch zahlreiche Falten ausgezeichnet. Bei *Arctitis* und *Paradoxurus* ergießt sich das Sekret in eine nackte Vertiefung vor dem Anus.

Bei *Naudinia* münden die Drüsen auf einer nackten, ebenso gelegenen Hautstelle aus. Bei allen Viverrinen werden die Perinealdrüsen von Muskelscheiden bekleidet, während die Präputialdrüsen nur von Bindegewebe umgeben sind.

DISSELHORST erwähnt dieser Bildungen nicht, spricht vielmehr nur von Analdrüsen bei den Viverrinen. Demgegenüber möchten wir betonen, daß die Analdrüsen, so weit die vorliegenden Untersuchungen Aufklärung schaffen, in den Anateil des Rectums oder dessen unmittelbare Umgebung auszumünden pflegen und überdies topographisch dem Rectum sich angliedern. Für den Talgdrüsenanteil der Analdrüse von *Talpa* hat RAUTHER nachgewiesen, daß die Ausführungsgänge

desselben sich abwärts bis auf den äußersten Rand des die Afteröffnung umgebenden Hautwalles verfolgen lassen, wo sie sich auf die Hautoberfläche öffnen.

Bei *Mus decumanus* finde ich um den Analtteil des Rectums, so weit derselbe Plattenepithel aufweist, große Talgdrüsenanhäufungen, welche selbständig oder an Haarfollikel angeschlossen in denselben münden.

Über die bezüglichen genaueren Verhältnisse, die sich von der herkömmlichen Beschreibung nicht unwesentlich entfernen, werde ich andernorts berichten.

Ich lasse nunmehr zunächst den äußeren Befund, wie er sich bei Betrachtung der in situ befindlichen Teile eines männlichen Exemplars von *Cavia cobaya* ergibt, folgen: In der Perinealgegend sieht man zwei längsverlaufende Wülste mit dazwischenliegender sagittaler Spalte, die seitlich in die Haut

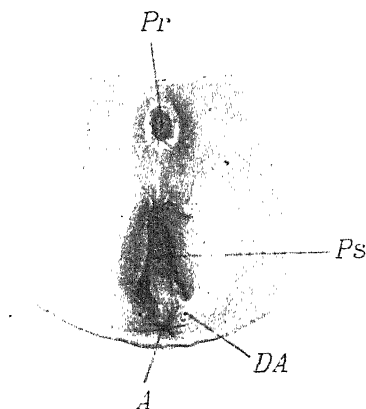


Fig. 1.

Perinealsack von *Cavia cobaya* ♂. Ansicht von außen nach Anseinanderdrängung der seitlichen Wülste. *Pr*, Präputialöffnung; *Ps*, Perinealsack; *DA*, Drüsenausführungsgang; *A*, Anus.

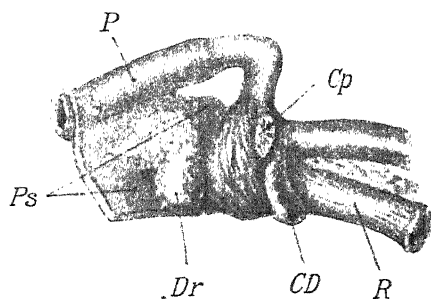


Fig. 2.

Perinealsack und zugehörige Drüse von *Cavia cobaya* ♂. Ansicht von der Seite. *P*, Penis; *Ps*, Perinealsack; *Dr*, Drüsenkörper; *Cp*, Crus penis; *CD*, Cowper'sche Drüse; *R*, Rectum.

über dem Cremastersack übergehen. Zieht man diese Wülste auseinander, so zeigt sich am caudalen Ende der Spalte die Ausmündung des Rectums, vor derselben eine taschenförmige Einsenkung der Haut, die eine gefaltete Oberfläche zeigt und mit feinen Härchen besetzt ist. Die Tasche ist etwa 1 cm lang, etwa $\frac{3}{4}$ cm tief. Am Grunde der Tasche verläuft eine Längsleiste (Fig. 1 und 3). Das Rectum ist gegen die Tasche durch eine quere Leiste geschieden.

An den Abhängen der den Tascheneingang begrenzenden Wülste findet sich jederseits knapp vor dem Rectum eine feine Öffnung, aus welcher bei Druck eine geringe Menge eines schmierigen Sekrets

entleert wird. In der Tasche selbst befindet sich ebensoleches Sekret, Detritus, von durchdringendem Geruche. Ventralwärts seichter werdend läuft die Tasche in ein kleines oberflächliches ebenes Hautfeld aus, an dessen vorderer Begrenzung der Präputialsack sich öffnet. Nach erfolgter Bloßlegung der Muskeln des Beckenbodens und der lateralen Wand der Tasche läßt sich folgender Befund erheben: Der den Tascheneingang jederseits begrenzende Wulst wird erzeugt durch eine kompakte Anhäufung von Drüsensubstanz, welche unmittelbar

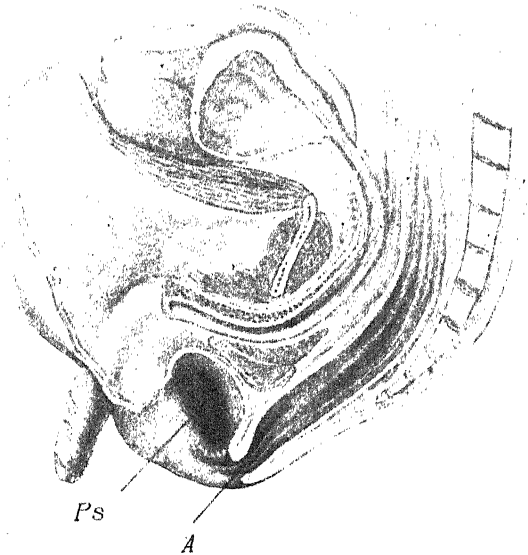


Fig. 3.

Mediäner Sagittalschnitt durch das Becken von *Cavia cobaya* ♂. Vor der Analöffnung der Perinealsack sichtbar. A, Anus; Ps, Perinealsack.

unter der Haut gelegen ist und lateralwärts, namentlich in ihrem hinteren Anteile von einer dünnen Muskelschicht bedeckt ist.

Der Drüsenkörper ist namentlich im caudalen Abschnitte besonders stark entwickelt und bedeckt hier die ganze Seitenwand der Tasche, nach vorn hin wird er allmählich dünner, so daß der vordere Teil des Taschenbodens drüsenfrei bleibt.

Namentlich im vorderen Anteile des Drüsenkörpers ist dessen Aufbau aus kleinen Lappchen schon makroskopisch deutlich, einzelne dieser Lappchen schieben sich bis an die Präputialöffnung vor (Fig. 2).

Der Perinealsack liegt auf der Außenfläche des M. bulbocavernosus. Dieser bildet eine breite Platte, die an ihrem hinteren Rande mit der Eigenmuskulatur des Rectums und mit dem Steißbein

zusammenhängt. Von der Stelle dieses Muskelzusammenhangs geht eben jene dünne Muskelplatte aus, welche den caudalen Anteil des Drüsenkörpers bedeckt.

Behufs histologischer Untersuchung wurde der Perinealsack samt zugehörigem Drüsenkörper nach Fixierung in Formol, Härtung in steigendem Alkohol in Paraffin eingebettet und in eine fortlaufende Schnittserie zerlegt. Es wurde ein Objekt senkrecht zu den äußeren Perinealwülsten, ein zweites zur Gewinnung eines Übersichtsbildes parallel mit denselben senkrecht zur Sagittalen geschnitten.

Es ergibt sich bei mikroskopischer Untersuchung, daß jeder der Drüsenkörper ein mächtiges Agglomerat von Talgdrüsenläppchen darstellt, welche mit zahlreichen Mündungen in den Perinealsack auslaufen.

Die Zellen der Drüsenläppchen zeigen zum Teil ein wabiges Protoplasma mit zentralem, gut erhaltenem Kerne, zum Teil sind nur die Zellgrenzen erhalten, der Kern geschrumpft, endlich sind noch weitere Stufen des Zellzerfalles vorhanden, also die bekannten Stadien der sekretorischen Tätigkeit einer acinösen Drüse, bei welcher die Sekretbildung unter Zugrundegehen der Zelle vor sich geht.

Zwischen größeren Abschnitten der Acini finden sich Züge quer-gestreifter Muskulatur, und zwar teils einzelne Fasern, teils kleine Bündel solcher. Wiederholt gewinnt man den Eindruck, daß die Muskelzüge auch in die Läppchen einstrahlen, da man mehrfach Querschnitte von Läppchen antrifft, in deren Inneren eine quergetroffene Muskelfaser liegt.

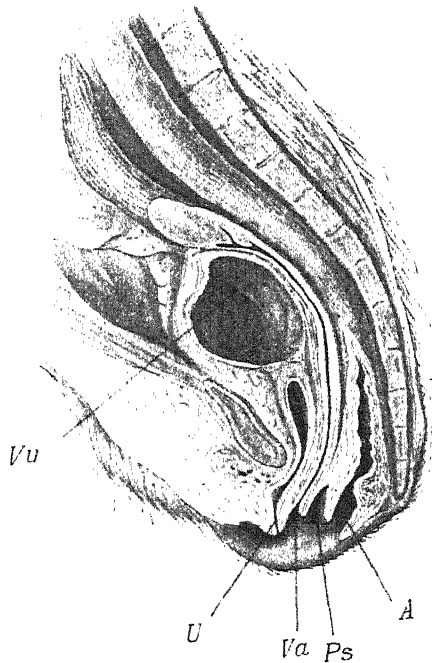


Fig. 4.

Sagittalschnitt durch das Becken von *Cavia cobaya* ♀. Die hintere Perineallippe ist zur Verdeutlichung des Sackes nach hinten gedrängt. Vu, Vesica urinaria; U, Urethra; Va, Vagina; Ps, Perinealsack; A, Anus.

Da und dort sind größere, von geschichtetem Plattenepithel ausgekleidete Hohlräume sichtbar, von Detritus erfüllt.

Die Ausmündung der Drüsen geschieht sehr häufig in Beziehung zu einem Haarfollikel, doch gilt dies vornehmlich für die kleineren Lappen, während die größeren, die in ihrem Zentrum häufig einen der beschriebenen Hohlräume aufweisen, dieser Beziehung zu Haaren entbehren. Von einem solchen zentralen Hohlraum führt dann ein ziemlich langer Gang direkt in den Perinealsack.

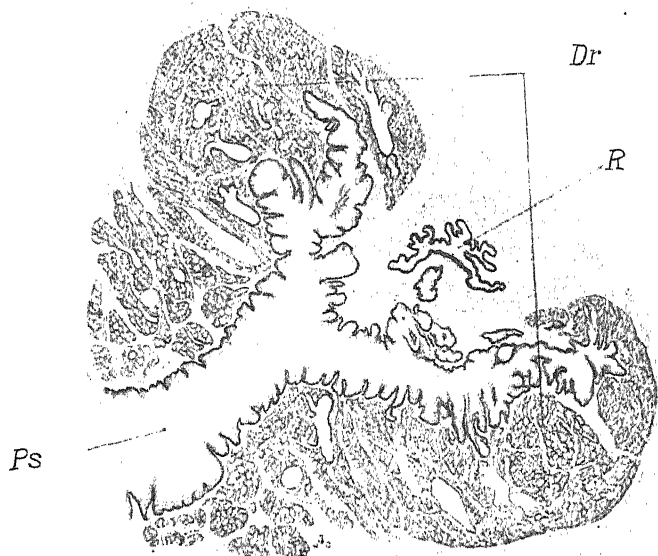


Fig. 5.

Schräger Frontalschnitt durch den Perinealsack mit seinem Drüsenkörper und das Rectum von *Cavia cobaya* ♂. Lupenvergrößerung 1:6. Ps, Perinealsack; R, Rectum; Dr, Drüsenkörper.

Die Wand des Perinealsackes zeigt sich vielfach gebuchtet, mit feinen Härchen besetzt. Das Stratum corneum ist mächtig verdickt, aufgefaserst — im ganzen zeigt also die Perinealsackwand den Typus des Integuments.

Das Rectum ist gegen die Drüsenkörper durch die Muskelschicht des Sphincter ani externus abgegrenzt (Fig. 5).

Bei weiblichen Exemplaren von *Cavia cobaya* findet sich bei Betrachtung der fraglichen Teile in situ ein sagittaler Spalt, in welchen Rectum, Vagina und Urethra münden. Nach Auseinanderdrängen der den Spalt begrenzenden seitlichen Wülste sieht man

zwischen Anal- und Vaginalöffnung eine quergestellte Tasche, die sich noch unter die seitlichen Wülste eine kurze Strecke weit blind-sackartig fortsetzt. Dadurch erscheint das Perineum in zwei Lippen gespalten (Fig. 4).

Die zugehörigen Talgdrüsenkörper sind schwächer entwickelt als bei den männlichen Exemplaren und zeigen caudalwärts die stärkste Ausbildung.

Wie mikroskopische Durchschnitte lehren, liegt der Drüsenkörper in einem mächtigen Mantel von Fettgewebe, das nach verschiedenen Richtungen von quergestreiften Muskelfasern durchzogen wird.

Möglicherweise ist die Dicke des Fettmantels eine nach Jahreszeiten schwankende, der Drüsenkörper kann sich dann auf Kosten des umgebenden Fettgewebes, indem er dasselbe nach außen verdrängt, vergrößern.

In Analogie mit ähnlichen bei Säugern vorkommenden Bildungen ist die Vermutung wohl gerechtfertigt, daß diese Einrichtungen zur gegenseitigen Anlockung der Geschlechter dienen und somit auch funktionell dem Genitalapparate zugehören.

Wien, im Mai 1904.

Literatur.

- FRANK J. COLE, On the structure and morphology of the intromittent sac of the male guinea-pig. Journ. of anat. and phys. XXXII. Bd. 1898.
- DISSELHORST, Die accessorischen Geschlechtsdrüsen der Wirbelthiere. Wiesbaden 1897.
- Ausführapparat und Anhangsdrüsen der männlichen Geschlechtsorgane. In: OPPEL, Lehrbuch der vergl. mikroskopischen Anatomie. IV. Teil. Jena 1904.
- GROTE, Über die Gl. anales des Kaninchens. Inaug.-Diss. Königsberg 1891.
- LEYDIG, Diese Zeitschr. Bd. II. 1850.
- OUDEMANS, Die accessorischen Geschlechtsdrüsen der Säugethiere. Haarlem 1892.
- POUSARGUES, Annales des sc. nat. 1893. Die Arbeit von CANNIEU (Recherches sur l'appareil reproducteur mâle du *Cavia*. Revue des sc. nat. de l'Ouest, tome II, 1892) war mir leider nicht zugänglich.
- PRÉVOST u. DUMAS, Annales des sc. nat. tome I. 1824.
- RAUTHER, Über den Genitalapparat einiger Nager und Insectivoren, insbes. die accessorischen Genitaldrüsen derselben. Jenaische Zeitschr. f. Naturw. XXXVII. Bd. 1903.
- TODD, The cyclopaedia of anat. and physiology 1847—1849. Vol. IV. part. I. »Rodentia«.

Über den Thorax von *Gryllus domesticus*, mit besonderer Berücksichtigung des Flügelgelenks und dessen Bewegung.

(Ein Beitrag zur Vergleichung der Anatomie und des Mechanismus des
Insektenleibes, insbesondere des Flügels.)

Von

Friedrich Voß

aus Düsseldorf.

Erster Teil.

Das Skelett.

Mit Tafel XV, XVI und 8 Figuren im Text.

Vorbemerkungen.

Die Veranlassung zu vorliegender Arbeit war der Gedanke einen Beitrag zu der noch immer viel umstrittenen Frage einer morphologischen Deutung des Insektenflügels zu liefern und zwar durch Untersuchungen an Geradflüglern, einer Ordnung, welche bisher allgemein als eine am wenigsten abgeänderte, dem einfachsten Insektentypus nahestehende Gruppe aufgefaßt wird: Es sollte die Entwicklung des Flügels, insbesondere die der Gelenke desselben untersucht und der Nachweis eines ursächlichen Zusammenhanges zwischen Skelett und Muskulatur überhaupt angestrebt werden. Von Arbeiten, welche auf dem Wege der Entwicklungsgeschichte der Frage näher zu kommen suchten, betrifft die bedeutende Mehrzahl nur höhere Insektenordnungen¹. Auf dem Gebiete vergleichender Anatomie ist bisher kein nennenswerter Beitrag zu dieser Frage zu verzeichnen.

¹ Das Studium bezüglich unsrer Frage betrifft hauptsächlich die nachembryonale Entwicklungsgeschichte, da sich ja allgemein erst dort die ersten Flügelanlagen zeigen; so liefert die durch HEYMONS 1895 bekannt gewordene embryonale Entwicklungsgeschichte von *Gryllus domesticus* keinen unmittelbaren Beitrag zur Morphologie des Flügels.

Das zu der beabsichtigten entwicklungsgeschichtlichen Untersuchung nötige Material suchte ich mir durch Züchtung von *Forficula auricularia* zu verschaffen. Die Zuchten schlugen fehl. Die Resultate aus dem dennoch gewonnenen Material möchte ich später bekannt machen.

Im Sommer 1901 entschloß ich mich daher zur Bearbeitung von *Gryllus domesticus*. Da die Entwicklungsgeschichte, insbesondere der Flügelgelenke und Muskulatur, eine genaue Kenntnis des fertigen Zustandes voraussetzt und eine eingehende Darstellung des gesamten Thorax der Orthopteren selbst in den allerdings mehr die Flügelmechanik betreffenden Arbeiten AMANS' nicht vorliegt, gelangte ich zu einer umfassenden Untersuchung des Thorax von *Gryllus* und zu obigem Thema.

Die Untersuchung eines großen, durch zweijährige Züchtung erhaltenen und zum Teil bereits in Präparaten vorliegenden Materials zu einer Entwicklungsgeschichte des Thorax von *Gryllus domesticus* behalte ich mir vor; ebenso die Bekanntgabe der vollständigen Metamorphose von *Gryllus domesticus* mit einigen biologischen Angaben. Es sei hier nur bemerkt, daß infolge der Leichtigkeit der Zucht die Hausgrille ein bequemes Untersuchungsmaterial bietet und, besser als die Ohrwürmer, bei wenig abgekürzter, langsamer Metamorphose und einer auffallend großen Zahl der Häutungsstadien bezüglich der Entwicklungsgeschichte sowohl, als auch, wie es sich zeigte, im vergleichend anatomischen Sinne dem als primär angenommenen Typus der Pterygoten näher kommt, als die bisher bekannten Orthopteren und übrigen Insekten.

Von meinem hochverehrten Lehrer Herrn Geheimrat Professor Dr. E. EHLERS, welcher mich zuerst vor allem auf den Wert der Entwicklungsgeschichte für meine Arbeiten hinwies, habe ich im Laufe der Arbeit die reichste Anregung und Unterstützung erfahren. Für seinen wertvollen Rat und die mir von ihm zuteil gewordene Förderung überhaupt, fühle ich mich ihm zu größtem Danke verpflichtet, welchen ich auch an dieser Stelle aussprechen möchte.

Göttingen, Februar 1904.

Einleitung.

a. Übersicht über das Thema.

Vorliegende Untersuchungen betreffen das Skelett und die Muskulatur des Thorax von *Gryllus domesticus*; hieraus ergibt sich ein Verständnis für den Mechanismus des Thorax, wobei ich jedoch nur den des Flügels eingehender berücksichtigt und in einem besonderen Abschnitte behandelt habe.

Die Darstellung soll in diesem Sinne eine einheitliche sein; sie versucht dem morphologisch-biologischen Zusammenhang der beiden Organsysteme und ihrer Bedeutung für die individuelle Einheit des Organismus nachzugehen. Gerade hierdurch dürfte manche morphologische Frage verständlich sein, ohne daß man zunächst einen Vergleich mit andern Insekten heranziehen muß. Im Zusammenhang mit der Untersuchung von *Gryllus* sollen in zweiter Linie die Geradflügler überhaupt in eingehenderen Vergleich gezogen werden.

Ich habe mich bemüht, die Wiedergabe bekannter Einzelheiten auf das Notwendigste zu beschränken und an den betreffenden Stellen auf die Vorarbeiten älterer Autoren hinzuweisen. Es sind nach Möglichkeit alle wichtigeren Arbeiten über die angeregten, morphologischen und mechanischen Fragen, sowie über die Geradflügler behufs ihrer Einordnung in unser Thema herangezogen worden.

1) In dem das Skelett betreffenden, ersten Abschnitte findet sich eine Beschreibung der wichtigsten Einzelheiten der chitinösen Körperdecke und eine Vergleichung mit den bisherigen diesbezüglichen Resultaten bei Geradflüglern.

2) Der zweite Abschnitt über die Muskulatur, für sich in gleicher Weise, wie der vorige, behandelt, ergab in Verbindung mit dem vorhergehenden eine morphologische Betrachtung des Thorax und eine Bezugnahme auf jene Literatur, welche von Skelett und Muskulatur zugleich handelt. Spezielleres Eingehen auf mechanische Gesichtspunkte fand nur so weit statt, als es sich im Zusammenhang mit der anatomischen Betrachtung nicht vermeiden ließ. Außer einigen Bemerkungen physiologischen, histologischen usw. Inhalts ergab sich die Gelegenheit der Stellungnahme gegenüber einigen, zur Zeit lebhafter diskutierten, morphologischen Fragen; es sind solche, welche an dieser Stelle unabhängig von der Mechanik, wie sie der folgende Abschnitt bringt, behandelt werden konnten und

meine Untersuchungen lieferten Beiträge zu folgenden Theorien und Fragen:

des Mikrothorax,
der Vorsegmente und Stigmen,
der vier Pleurite,
des ersten Abdominalsegments,
der sog. Prothorakalflügel.

Insbesondere ist ein vergleichend anatomischer Beitrag zur Morphologie der Flügel möglich geworden.

Bei dem großen Umfange der für alle diese Fragen in Betracht zu ziehenden Literatur konnte ich mich nicht mit allen diesen Fragen eingehend genug beschäftigen; doch habe ich von der wichtigsten Literatur genaue Kenntnis genommen.

3) Die Mechanik des Flügels im dritten Abschnitte ist ein Thema für sich. Wie überhaupt morphologische Fragen im Zusammenhange mit mechanisch-biologischer Beziehung an Interesse und Wert gewinnen, so bildet dieser Abschnitt eine notwendige Ergänzung der beiden vorigen. Es wurde die Mechanik des Flügels nur so weit in Betracht gezogen, als sie sich unmittelbar aus der anatomischen Anschauung in Verbindung mit wenigen Experimenten ergibt. Auch hier mußte zu einer umfangreichen Literatur Stellung genommen werden. Der Vergleich mit den übrigen Orthopteren wurde auch hier ausgeführt, und am Schluß ergibt sich eine Zusammenstellung der für den Orthopterenflügel bekannten Tatsachen unter dem, aus dem Inhalte dieses Abschnittes folgenden, morphologisch-mechanischen Gesichtspunkte.

Untersuchungen in eigentlich flugphysiologischem Sinne, wie sie von MAREY, PETTIGREW, v. LENDENFELD u. a. angestellt wurden, habe ich nicht angestellt; sie würden mich von meinem Thema zu weit abgeführt haben. Doch habe ich nach Kenntnisnahme der einschlägigen Arbeiten anzudeuten versucht, wie die Befunde bei der Hausgrille von allgemeiner Bedeutung sind für die speziellen Flugarten anderer Insekten, indem bei letzteren der eine oder der andre Faktor vorwiegend erhalten bleibt; es könnte hierdurch vielleicht zu einer spezielleren flugmechanischen Vergleichung der Insekten auf morphologischer Grundlage angeregt werden.

4) In letzterem Sinne wurden in dritter Linie erst die übrigen Insekten berücksichtigt. Wurde bereits im ersten und dritten Abschnitt zuweilen im Anschluß an interessante Einzelheiten auf die

höheren Insekten hingewiesen, so sucht dieser vierte Abschnitt die Ergebnisse der vergleichenden Anatomie und Mechanik der Flügel bei Orthopteren, sowie die veränderte Nomenklatur auf die übrigen Insekten anzuwenden. Da eine eingehende Darstellung dieser Vergleichung eine sehr ins einzelne gehende Kenntnissnahme der zahlreichen und zum Teil recht minutiösen, bisherigen Untersuchungen der Autoren erfordert und mir dieselbe in diesem Zusammenhange nicht möglich war, so habe ich wenigstens eine der Arbeiten über die jeweilige Ordnung in Vergleich gezogen, die übrigen Arbeiten dem Zusammenhange einzufügen versucht und auf die für einen Grundriß zu einer vergleichenden Anatomie und Mechanik des Insektenthorax noch bestehenden Lücken unsrer Kenntnisse aufmerksamer machen wollen. Als Bestrebung in dem ersten Sinne sind die Arbeiten AMANS' an erster Stelle zu nennen. Eine Folge dieser Vergleichung ist die Aufstellung einer auf die Flügel begründeten Verwandtschaftstabelle der Insekten.

b. Geschichtliches¹.

Bezüglich der Stellung meines Themas zur Literatur über das von namhaften älteren Autoren bereits so oft bearbeitete Gebiet der allgemeinen Insektenanatomie möchte ich mir folgende, allgemeine Bemerkungen erlauben, indem ich bezüglich der Einzelheiten auf die betreffenden Abschnitte verweise.

Die Übersicht enthält nur die größeren und wichtigeren Arbeiten auf dem Gebiete der das Skelett, die Muskulatur und die Mechanik des Insektenthorax betreffenden Untersuchungen. Die älteren Arbeiten vor bald 100 Jahren haben schon bald zu einer topographischen Anatomie und zu einer Kenntnis der einzelnen Teile des Insektenkörpers geführt; seit SWAMMERDAM 1737 haben sich neben BURMEISTER 1832 besonders französische Forscher um die Kenntnis des Insektenthorax verdient gemacht: LATREILLE 1819—1831, CHABRIER 1820, 21, 22, AUDOUIN 1822—1824, fortgesetzt durch MAC LEAY 1832, CUVIER: *le règne animal* 1828, STRAUSS-DÜRKHEIM 1828, die zum Teil systematischen *Nouvelles suites à Buffon* 1834 (DUFOUR 1841 bringt kaum Nennenswertes über den Thorax), JURINE 1820, außerdem KIRBY u. SPENCE 1818, 26 u. 32, ESCHOLZ 1820.

Diese Arbeiten entbehren des Zusammenhanges untereinander

¹ Die Literaturangaben beziehen sich auf das am Ende des III., IV. Teiles vorliegender Arbeit befindliche, zeitlich geordnete Bücherverzeichnis, auf dessen fortlaufende Zahlen außerdem ein alphabetisches Autorenverzeichnis hinweist.

und die Ansätze zu einer vergleichenden Anatomie in modernem Sinne sind gering. Insbesondere auch CHABRIER bringt Untersuchungen über die Flugmechanik und -physiologie; die morphologischen Fragen betreffend den Flügel und die Zahl der Segmente gehören bereits dieser Zeit an.

Von ins einzelne gehenden, auf engere Themata beschränkten, wichtigeren Arbeiten der späteren Zeit mögen folgende genannt werden. SCHAUM 1863, REINHARD 1865, SAUSSURE 1868, BRUNNER 1876, LUBBOCK 1877 u. 1879/81, v. LENDENFELD 1881, BRAUER 1882.

Die zusammenfassenden, allgemeinen Arbeiten: BRAUERS über die Verwandlungen der Insekten 1869/70, MAYERS über Ontogenie und Phylogenie 1876, BRAUERS systematisch-zoologische Studien 1885, GRABERS 1877 über den Thorax, sowie bezüglich einzelner Organsysteme: PALMÉNS über das Tracheensystem 1877, POLETAJEWS 1879, 1880/81 und LUKS' 1883 über Muskulatur, sowie KLEUKERS über das Endoskelett 1883 haben sowohl die anatomischen Kenntnisse erheblich erweitert, wie auch die allgemeine morphologische Auffassung des Insektenthorax zu einer im Vergleiche mit den älteren Autoren bedeutenden Höhe gefördert. Hand in Hand hiermit wurde durch die Forschungen MAREYS 1869—72, PETTIGREWS 1871, v. LENDENFELDS 1881, GRABERS 1877 (und 1884), u. a. ein Einblick in die Mechanik und Physiologie des Insektenthorax möglich.

Eine **eingehendere** vergleichende Anatomie und Mechanik des Thorax jedoch bedurfte erneuter Forschungen:

Die bedeutendste Arbeit auf diesem Gebiete ist zweifellos die von AMANS 1883—85, welcher durch neue Untersuchungen und Vergleiche im einzelnen die Insektenordnungen einander näher bringt (vgl. gleichzeitig mit LUKS und KLEUKER, 1883). Seine umfassenden Untersuchungen, wenn auch vorwiegend auf die Flugbewegung bezogen, liefern dennoch eine allgemeine, durch die Berücksichtigung der älteren französischen Forschungen wertvolle, vergleichende Anatomie und Mechanik. Eine einheitliche Homologisierung der Skelett-, insbesondere auch der Flügelgelenkteile und der Muskulatur aller Ordnungen ist versucht worden, freilich nicht ohne Fehler bezüglich des Flügelgäders.

Seitdem sind durch ADOLPHS 1880/83, REDTENBACHERS 1886, KOLBES 1901 und COMSTOKS (1898/99) u. a. Untersuchungen über die Flügeladern bedeutende Fortschritte in der vergleichenden Anatomie der Insekten zu verzeichnen und durch KOLBES 1893, VERHOEFFS 1902, 1903

und BÖRNER 1903 morphologische Theorien weitere Gesichtspunkte für die vergleichende Anatomie des Insektenthorax beigebracht worden. An neueren Einzeluntersuchungen dürften die¹ BREEDS 1903 über Coleopteren, und VERHOEFFS 1904 über Japyx genannt werden.

Im speziellen ist die Anatomie der Geradflügler im Gegensatz zu der der Käfer wenig berücksichtigt worden, obwohl erstere allgemein als primäre Typen gelten. Aus der großen Zahl zum Teil mehr systematischer Arbeiten über Orthopteren seien folgende genannt: Die systematischen Arbeiten: u. a. N. suites à Buffon, BRUNNER 1861, SAUSSURE 1858—64, 70, 71, 74, 76—78, 94, BRUNNER 1882, VERHOEFF 1902 (Dermaptera, Oothecaria), bringen nichts für unser Thema unmittelbar Wertvolles. Die Angaben älterer Autoren: CHABRIER 1822, AUDOUIN 1824, CUVIER 1828, BURMEISTER 1832, dann GRABER 1877, KOLBE 1893 sind zu allgemein gehalten. Im einzelnen sind noch folgende Arbeiten zu nennen: BRUNNER 1861, LANDOIS 1867, 72, GRABER 1872, PETRUNKEWITSCH 1901¹, REGEN 1903 über den Tonapparat; SAUSSURE 1868 über die Mechanik des Skeletts der Blattidenflügel; er macht keine Angaben über Muskulatur, so daß eine nur äußerliche Anschauung des Gelenkmechanismus möglich ist; BRUNNER 1876, VERHOEFF 1902, 03, BÖRNER 1903 über das Thorakalskelett; über die Anatomie des inneren Thorax KLEUKER 1883 (Endoskelett) und LUKS (Muskulatur) 1883; REDTENBACHER 1886 und COMSTOCK über das Flügelgeäder, und MIALl und DENNY 1886 über Blattiden; MEINERT 1862, 63 Anatomie der Forficuliden. AMANS brachte 1884—85 eine eingehende Kenntnis über Locustiden und Acridier, namentlich der für den Flug in Betracht kommenden Faktoren, welche zusammen mit den Arbeiten SAUSSURES 1868, BRUNNERS 1876, KLEUKERS und LUKS' 1883, REDTENBACHERS 1886, ein für die vergleichende Anatomie wertvolles Bild vom Bau des Orthopteren-thorax gibt; jedoch bedürfen die Kenntnisse über die Muskulatur einer Erweiterung und die bearbeiteten Formen: Locustiden, Acridier, Blattiden, Forficuliden sind — zum Teil bereits erheblich — abgeleitete Orthopteren. Abgesehen von den sehr unvollständigen Untersuchungen über *Gryllotalpa* (BURMEISTER 1832, KLEUKER 1883) sowie obengenannten Arbeiten über Systematik und den Tonapparat und das Flügelgeäder ist über die Anatomie der Grylliden wenig bekannt.

Es ist deshalb vielleicht nicht überflüssig, durch eine erneute, detaillierte und einheitliche Untersuchung eines Geradflüglers, welcher

¹ COMSTOCK 1902 über den Kopf, die Kehllaut und Sternite (Skelett).

einfache, »primäre« Verhältnisse erwarten läßt und unter zusammenfassender Berücksichtigung moderner und von AMANS nicht mehr in Betracht gezogener, meist deutscher Forschungen nicht nur eine Anatomie des Thorax für Geradflügler allgemein, sondern auch einen Beitrag für das Verständnis des Zusammenhanges der Insektenordnungen überhaupt zu liefern, welcher Gelegenheit gibt, nicht nur die modernen Bestrebungen nach einheitlicher Nomenklatur anzuwenden, sondern die Ergebnisse unter allgemeinen Gesichtspunkten auch durch den Zusammenhang mit den noch schwebenden morphologischen Fragen zu verwerten.

Wenn ich in diesem Sinne meine Untersuchung an der Hausgrille den bisherigen Arbeiten anzuschließen versuche, so möchte ich sie zunächst als einen Beitrag für Orthopteren-Anatomie in morphologischer und flugmechanischer Hinsicht der Arbeit AMANS' ergänzend zur Seite stellen.

Diesbezüglich sei einiges hervorgehoben:

1. *Gryllus domesticus* weicht, wenn auch nicht prinzipiell, so doch durch einige interessante Einzelheiten von dem bisher bekannten Schema ab.
2. Durch die Isolation der einzelnen Gelenkteile, durch deren genaue Beschreibung im einzelnen, sowie durch deren Vergleich mit den allgemeinen Situationsbildern suchte ich, wie es die älteren Anatomen liebten, eine mehr unmittelbare Anschauung der komplizierten Gelenkbildung zu erreichen, mehr noch als es besonders für Geradflügler selbst aus den Beschreibungen AMANS' möglich ist (vgl. die Bemerkungen AMANS' S. 10 unterste Zeile ff.).
3. Der Abschnitt über Mechanik möchte durch eine scharfe Zerlegung der Flügelbewegung in einzelne Stufen die Darlegungen SAUSSURES 1868 und AMANS' 1884, 85 ergänzen und speziell die Mechanik des Singflügels zeigen.

Die Bearbeitung des Themas wurde nach einer allgemeinen Orientierung über das Gebiet (KOLBE 1893) ohne vorherige spezielle Kenntnisaufnahme der vorhandenen Literatur begonnen. Unbefangen und objektiv glaubte ich am besten an die gestellte Aufgabe herantreten zu können (vgl. AMANS, S. 9, Absatz 3 der Einleitung 1885). Leider zeigte sich später, daß meine Untersuchungen manches, bereits Bekannte, brachten. Es sei diesbezüglich ausdrücklich hervorgehoben, daß ich auf die für die Mechanik des Orthopterenflügels wichtige Arbeit SAUSSURES 1868 erst nach Abschluß meiner

Untersuchungen des Skeletts und auf die Bedeutung der Untersuchungen AMANS' (vgl. KOLBE 1893, S. 265!!) erst nach völligem Abschluß meiner Arbeit aufmerksam wurde. Das eingehende Studium der letzteren besonders zeigte, daß die Untersuchungen AMANS' dem Inhalte meiner Arbeit stellenweise recht nahe stehen, so daß ich vieles, wie ich hoffte Neues, nur noch für *Gryllus domesticus* bestätigen konnte.

Insbesondere sind die Gelenkhomologien für die Insektenordnungen von AMANS durchgeführt worden; sie gewinnen jedoch neuerdings durch REDTENBACHERS Untersuchung der Geüderhomologien an Interesse. Es ergibt sich für die Mechanik des Flügels eine ähnliche Anschauung, wie ich sie für *Gryllus* entwickelt hatte.

Trotzdem habe ich geglaubt, meinen Text nicht wesentlich umgestalten zu müssen: Ich habe den Vergleich mit AMANS auf die notwendigsten nachträglichen Zusätze beschränkt, und auch den vierten vergleichenden Teil beibehalten.

Von allerneuesten Arbeiten konnten nach Abschluß der Arbeit noch folgende durchgesehen werden¹: VERHOEFF 1903 über den Mikrothorax, 1904 über Japygiden, BREED 1903 über Käfermuskulatur, TOWER 1903 über die Flügelmorphologie. Auch diese Arbeiten brachten noch einiges, was sich bereits für *Gryllus* ergeben hatte. Bezüglich VERHOEFFS Arbeiten über den »Mikrothorax« habe ich mich hauptsächlich auf die Notiz im Zoologischen Anzeiger 1902, Bd. XXVI, bezogen. Näheres Eingehen auf Einzelheiten wurde mir leider in diesem Zusammenhang nicht möglich; auch eine eingehende Bezugnahme auf die für die Beurteilung des »Mikrothorax« bedeutsame Arbeit über die Intercalarsegmente der Chilopoden war mir nicht mehr möglich, zumal sie meinem Thema doch ferner steht. Ich habe mich jedoch nach genauer Kenntnisnahme der Arbeit über den Mikrothorax 1903 (nova acta) um so lieber auf allgemeine Bemerkungen beschränkt, als die Resultate an *Gryllus* mir gestatten, einen festen Standpunkt in dieser Frage einzunehmen.

c. Nomenklatur.

Anknüpfend an die Bemerkungen AMANS' über diesen Gegenstand (Annales 1885, Bd. XIX., S. 13) möchte auf die in Deutschland bezüglich des Skeletts schon länger bestehenden Bestrebungen, z. B. auch KLEUKER, BRAUER usw. und auf die bezüglich der Muskulatur durch LUKS in Angriff genommenen Verbesserungen für eine morphologisch begründete, einheitliche Nomenklatur hingewiesen sein.

¹ COMSTOCK 1902 (vgl. Nachschrift).

Sind in Deutschland daher für das Skelett schon länger einheitliche Bezeichnungsweisen angenommen, so hat LUKS eine topographische Nomenklatur nicht durchzuführen gewagt. Doch schien es mir, nachdem einmal das Prinzip allgemein anerkannt worden ist, statthaft, mit den Resten der alten Bezeichnungsart aufzuräumen.

AMANS ignoriert bezüglich der Muskulatur die lateinische und deutsche Nomenklatur und schaffte hier, wie auch durchweg für das Skelett, eine überall durchgeführte, einheitliche, französische, nach meist topographischen, wenigstens nicht auf die Mechanik bezüglichen Gesichtspunkten.

Die Benennungen der Skeletteile und Muskeln der älteren Anatomen sind ohne bestimmte Grundsätze durchgeführt.

Die modernen Leitsätze für die Nomenklatur sind:

- 1) Ausrottung der von den Wirbeltieren entlehnten Ausdrücke (vgl. AMANS 1885, S. 10 unten und S. 11).
- 2) Im übrigen jedoch Berücksichtigung der Priorität der Bezeichnungen.
- 3) Neubezeichnung in topographischem Sinne auf morphologischer Grundlage (im Sinne der deutschen und auch französischen Bestrebungen). Neubezeichnungen nach Form der Teile, wie sie noch AMANS führt, möchte ich ebenso, wie jede physiologische, ausschließen.

Es blieb mir somit die Aufgabe, nicht nur die nach topographischen Gesichtspunkten gebildete Nomenklatur durchzuführen, sondern auch die deutsche Nomenklatur mit der französischen, z. T. vermittelt durch die lateinische, zu vereinigen. Bezüglich der Gelenkteile wurden daher neue topographische, deutsche Bezeichnungen in Vorschlag gebracht, von einer Neubildung lateinischer Bezeichnungen, entgegen der bisherigen Gepflogenheit (v. LENDENFELD 1881) Abstand genommen.

VERHOEFFS neuerliche Neubezeichnungen in der Pleurenregion bleiben, zumal er die ältere, eingebürgerte Nomenklatur ohne Not beseitigt, unberücksichtigt, sofern er nicht wirklich neue Skeletteile beschreibt. Im übrigen verweise ich auf die einzelnen Abschnitte.

d. Material.

Die Untersuchungen beziehen sich auf erwachsene Exemplare von *Gryllus domesticus*. Eine Verschiedenheit beider Geschlechter bezüglich der thorakalen Skeletteile, einschließlich der Gelenke der

Flügel, ist mir nicht aufgefallen; ich habe daher auch für die Muskulatur keinen Unterschied zwischen den beiden Geschlechtern gemacht. Das Material für die gröbere Anatomie wurde in Alkohol getötet und aufbewahrt; es wurden aber auch frisch getötete Tiere untersucht.

e. Technik.

Bezüglich der groben Anatomie, das heißt der zum Teil recht minutiösen makroskopischen Untersuchungen, verweise ich auf gleiche Erfahrungen, wie sie AMANS angibt. Die Benutzung der Zeiss'schen stereoskopischen Lupe bringt jedoch wesentliche Erleichterungen gegenüber der einfachen Lupe. Die Präparation wurde unter Wasser, Alkohol und auch zuweilen unter Glycerin angestellt.

Zwecks Untersuchung der Skeletteile wurden die Weichteile zuweilen durch heiße Kalilauge entfernt; kochte man nicht zu lange aus, so blieben die hellbraunen, gelblichen Chitinteile gut sichtbar, zumal, wenn sie, in Glycerin aufbewahrt, wie es mir schien, nachdunkelten.

Eosinfärbung gab zur Verdeutlichung feinerer Chitinteile, welche sonst oft schwer zu sehen waren, gute Resultate; derartige, in Kanadabalsam eingeschlossene Präparate dienten zur Kontrolle der freihändigen Präparation.

Zur Nachprüfung der Muskulatur und zur Darstellung des Flügelgelenks wurde die Schnittmethode angewendet. Die Chitindecke von *Gryllus domesticus* ist im allgemeinen ja dünn und nachgiebig; doch gibt es äußerst kräftige Leisten und Gelenkstücke. Ich habe daher alle bekannten Methoden der Chitinerweichung (vgl. auch KRÜGER, 1898) versucht. Insbesondere schien mir langer Aufenthalt in heißem Paraffin nützlich. Am besten erwies sich jedoch Sublimat-Eisessig (100 Teile gesättigter, wässriger Lösung zu 10 Teilen) von 60° C. bei Einwirkung von 10 Minuten etwa, wobei das Innere des Tieres durch einen Schnitt durch das Abdomen dem Konservierungsmittel eröffnet wurde. Dieses Reagens, auf soeben gehäufete, noch weiche Imagines angewendet, ermöglichte fast vollständige Querschnittserien von bis zu $7\frac{1}{2} \mu$ und ermöglichte die Aufertigung von Zeichnungen der auch in ihren härtesten und verdicktesten Teilen glatt durchgeschnittenen Gelenke (sowie des Tentoriums). Weniger gut gelangen Frontalschnitte des Gelenkbezirks.

Die histologische Konservierung dieser Schnitte war gleichfalls gut und ergab bei richtig kombinierter Doppelfärbung mit DELA-FIELDS Hämatoxylin und Eosin ausgezeichnete Bilder. (Weiteres über die Technik siehe bei der Muskulatur.)

f. Zeichnungen.

Zur Darstellung des Skeletts wurden Totalbilder nach der durch die stereoskopische Lupe erhaltenen, direkten Anschauung freihändig angefertigt. Meist bei Benutzung des Obj. a_2 und Oc. 2 und 3 wurde dabei nach den im Laufe der Untersuchung frei werdenden Teilen gezeichnet, indem keine eigentlichen Präparate gemacht wurden. Nur die Tafelfiguren 11 und 12 sind nach sogenannten SEMPERschen Präparaten angefertigt worden.

Es wurde in den Tafelfiguren eine möglichst naturgetreue Wiedergabe angestrebt; doch ließ es sich hin und wieder nicht vermeiden unbestimmte Grenzen z. B. einzelner Chitinplatten etwas bestimmter anzugeben.

Die Textfiguren sind durchaus schematisch gehalten.

Zur Darstellung der Muskulatur habe ich keine allgemeinen Situationsbilder gegeben, da aus den zahlreichen, ähnlichen anatomischen Arbeiten (z. B. LUKS) ja eine allgemeine Anschauung möglich ist. Zum Teil sind die Muskelansätze ins Skelett eingetragen und zum Teil sind die Abbildungen neuer Muskeln schematisch gehalten worden (vgl. die Darstellungsweise neuerdings bei VERHOEFF). Im übrigen habe ich an einigen Situationsbildern auf Frontalschnitten nach mikroskopischer Anschauung die Muskulatur dargestellt, wie es mir für die Zwecke unsrer vergleichenden Betrachtung nützlich schien.

Die Querschnittserie durch das Gelenk dürfte im Zusammenhang mit den Totalbildern vielleicht das unmittelbare Verständnis der komplizierten Gelenkmechanik erleichtern; nur für diese Querschnittserie wurde die Hilfe des HARTNAKSchen Prismenapparates Obj. 2, Oc. 4 in Anspruch genommen¹.

Einführung in das Thema.

Die Insekten zeigen bei ihrer Artenzahl und ihrem Formenreichtum vor allen übrigen Arthropoden und Articulaten einen einheitlichen Charakter: Einmal in der Differenzierung der ursprünglich homonomen Segmentbildung, als eine Weiterbildung durch die Inanspruchnahme derselben zu je bestimmten Aufgaben und einer damit

¹ Die bei den Figuren gemachten Angaben linearer Vergrößerung sind durch Messungen mittels feiner Zirkelspitzen festgestellt worden. Abgesehen von den diesem Verfahren etwa anhaftenden Mängeln sind die individuellen Größenverschiedenheiten der Hausgrille bei Beurteilung der genommenen Maße zu berücksichtigen.

gleichzeitigen, verschiedenartigen Rückbildung anderer derselben, bzw. Komplexbildung; dann aber die Verwertung einer, vermutlich für alle, gleichen, bestimmt gegebenen Segmentzahl zum Aufbau des Körpers, von der aus sich für die verschiedenen Ordnungen sehr ungleiche Endresultate ergeben. Es darf darauf hingewiesen werden, daß die Chilopoden und Chilognathen sowie die Onychophoren, als Tracheaten in ihrer Organisation den Insekten nahestehende Formen, eine nicht bestimmte Zahl der Segmente haben; eine Parallelerscheinung für die Verhältnisse bei Crustaceen einerseits und niederste Krebse *Entomostraca*, *Nebalia*, *Trilobiten* und Verwandte anderseits.

Höhere Crustaceen und Insekten, als Formen mit je für sie im erwachsenen Zustande gemeinsam charakteristisch bestimmter Segmentzahl zeigen hierbei ein ungleiches Verhalten:

Die Metamorphose der Crustaceen läßt die Segmente nachembryonal allmählich entstehen; eine Ausnahme machen die der Metamorphose entbehrenden höheren Decapoden (*Astacus*).

Die Metamorphose der Insekten vollzieht sich auf Grund einer embryonal gegebenen, der nachembryonalen Rückbildung anheimfallenden Segmentzahl: die Larven der hemimetabolen, wie der holometabolen Insekten sind bezüglich der Zahl der Segmente bereits fertige Tiere, wie ja auch die Holometabolie und die allmählich zu ihr überleitende Hemimetabolie verschiedenen Grades als sekundäre Anpassungserscheinung — phylogenetisch gesprochen — aufgefaßt wird. Es ist demnach die Frage nach der der Insektenorganisation allgemein zugrunde liegenden

Zahl der Segmente (vgl. II. Teil, Abschnitt G u. M).

und nach der Art ihrer Verwertung im Aufbau des Organismus eine berechnete.

Die Bestimmung der Segmentzahl unterliegt noch immer vielfachen Kontroversen: Elf abdominale Segmente sind bei Orthopteren und embryonal auch noch bei den anders organisierten Insektenordnungen leicht nachweisbar.

Zu diesem Resultat führen z. B. die embryologischen Untersuchungen an *Chalicodoma muraria* (CARRIÈRE und BÜRGER [1890], vgl. dort weitere Angaben z. B. KOWALEVSKY), sowie die Untersuchungen PAUL MAYERS (1876), der dem Protentomon — entgegen der wohl unrichtigen Ansicht PALMENS — elf Segmente des Abdomens zählt. Ein zwölftes Abdominalsegment wird von HEYMONS (1895) für Orthopteren angenommen.

Drei Thorakalsegmente sind gleichfalls leicht nachweisbar; seitdem jedoch VERHOEFF (1902, 03) den bereits von STRAUSS-DÜRKHEIM (1828) bei *Melolontha* beschriebenen und gedenteten Halsabschnitt als Metacephalsegment oder Mikrothorax, als morphologisch vollwertiges Segment in Anspruch nehmend, eingeführt hat, ist auch mit der Möglichkeit einer Vierzahl der Thoraxsegmente zu rechnen; diese Ansicht hat bereits durch BÖRNER (1903) Widerspruch erfahren.

Die Zahl der Kopfsegmente ist schwierig nachzuweisen und die Zahl dieser, wie natürlich, sehr rückgebildeten Segmente nicht sichergestellt; es sind nach den bisher sichergestellten Tatsachen sechs Kopfsegmente anzunehmen:

Primäres Kopfsegment, Protocephalon,

Antennensegment (erste Antenne),

Vorkiefersegment (zweite Antenne = Mandibel der Onychophoren),

Mandibelsegment,

Segment der ersten Maxille,

Segment der zweiten Maxille (vgl. HEYMONS [1895]).

Die Gesamtzahl der Segmente beträgt demnach 20 oder bei Annahme von VERHOEFFS Metacephalsegment (>Mikrothorax<) 21; oder auch bei Annahme eines zwölften Abdominalsegments (HEYMONS) würde die Zahl 21 erreicht sein, eine Zahl, welche den malakostraken Crustaceen bei konstanter Segmentzahl als Höchstziffer zukommt. Mit dem Mikrothorax würden sogar 22 Segmente alsdann gerechnet werden müssen. In folgenden Betrachtungen scheidet die Angabe HEYMONS' aus, so daß — sehen wir vom hypothetischen Mikrothorax VERHOEFFS vorläufig ab — 20 sichergestellte Segmente annehmbar werden¹.

Segmentkomplexe.

Die Komplexbildung der sechs Kopfsegmente ist allgemein bei Insekten weit vorgeschritten.

Die Komplexbildung des Thorax zeigt im Laufe der larvalen Entwicklungsstadien einer Art, wie auch innerhalb der verschiedenen Ordnungen, ungleiche Grade der Ausbildung.

Ebenso die Umwandlungen der elf Hinterleibssegmente. Die Grenze der Einbeziehung der Endsegmente zu Anal- bzw. Genitalanhängen usw. reicht bis zum einschließlich achten Segmente, wie u. a. die Untersuchungen BRUNNERS v. WATTENWYL (1876) an Orthopteren darlegen. Die Möglichkeit der Einbeziehung vorderer

¹ Siehe Nachschrift am Ende des I. (bzw. II.) Teiles.

abdominaler Segmente in den Thorax reicht bis an das einschließlich dritte Hinterleibssegment. Dies gilt allgemein für Insekten. Die Untersuchung, wie und nach welchen biologischen Gesichtspunkten sich diese Umwandlung der Segmente in den verschiedenen Ordnungen gestaltet, ist eine interessante Aufgabe.

Gryllus domesticus zeigt die allen Orthopteren charakteristischen, einfachsten Verhältnisse.

Die Segmente sind mit Ausnahme der des Kopfes wenig verändert und zumeist ziemlich selbständig geblieben; gleichwohl sind Rückbildungen und Verschmelzungen, wie sie besonders unter dem Einfluß der Entwicklung der Flügel zu mehr oder minder vollkommenen Flugorganen am Thorax allgemein eintreten und aus dem Bedürfnisse der damit verbundenen Konzentration der Körpermasse, sowie Verlagerung des Schwerpunktes nach vorn (KOLBE 1893, CHABRIER 1820) folgen, in ihren Anfängen bereits vollzogen.

Der Kopf ist frei beweglich und drehbar mit dem Prothorax durch eine mit Chitinplatten besetzte Halshaut verbunden; es bleibt die Frage nach dem Mikrothorax (vgl. II. Teil, Abschn. G, g).

Der Prothorax trägt das mächtig entwickelte Halsschild, welches die Orthoptera genuina allgemein auszeichnet und welchem bekanntlich das noch mangelhafte Flugvermögen entspricht; es entsteht die Frage nach der morphologischen Deutung der Halsschildseitenlappen (vgl. II. Teil, Abschn. G, c).

Der Mesothorax und der Metathorax sind noch nicht zum »Flügel Leib« (GRABER) vereinigt, wenngleich durch kräftige Muskulatur zu einer physiologischen Einheit verbunden. Die Frage nach der ontogenetischen und phylogenetischen Bedeutung von intersegmentaler und anderer Muskulatur im Sinne der Herbeiführung von chitinenen Verwachsungen und Komplexbildungen, sowie die Frage nach der Morphologie der Flügel (vgl. II. Teil, Abschn. G, d) tritt an dieser Stelle auf.

Die elf Hinterleibssegmente sind sämtlich erkennbar: Es sind scheinbar zehn; die Untersuchungen an *Blatta* haben jedoch gezeigt, daß das Aftersegment mit den Analanhängen morphologisch doppelwertig ist, indem letztere den Anteil des elften Segments darstellen. Über die Umwandlungen der Endsegmente sei auf die Untersuchung BRUNNERS (1876) verwiesen und wiederholt, daß das achte Hinterleibssegment ein größeres Stigma trägt, als die vorhergehenden: Das erste Abdominalsegment ist bereits in engeren Anschluß an den Metathorax getreten; seine Abgrenzung nach vorn und die Zugehörigkeit

des Stigmas am Metathorax sind jedoch verschieden beurteilt (vgl. PALMÉN 1877 usw.); BRUNNER hat seine Annahme, daß ein metathorakales Stigma fehlt, nicht näher begründet; es tritt daher hier die Frage nach dem Verbleib des metathorakalen Stigma (vgl. II. Teil, Abschn. G, i) auf und die Untersuchung wird zeigen, warum ich mich der Ansicht BRUNNERS im wesentlichen anschließe. Auch das zweite Hinterleibssegment ist nicht unverändert geblieben, während das dritte normal ist.

Vergleich mit den Coleopteren.

Die Coleopteren sind zwar von dieser einfachen Grundlage bereits mehr oder minder abweichende Formen; sie stehen aber in ihrer äußeren Erscheinung den Orthopteren näher als andre Insekten: Der Thorax ist zwar bereits ein einheitlicher zusammengeschlossener Bezirk, zeigt aber in der Ausbildung des immerhin beweglichen Prothorax, in der Ausbildung eines Deckflügels und der, nur zu einem zwar oft schnellen und auch ausdauernden, jedoch wenig gewandten und für dauerndes Luftleben meist nicht gerade gut angepassten Fluge geeigneten, häutigen Hinterflügel bei plumpem Körperbau, großem Prothorax, gut unterschiedenen Thorakalsegmenten auch noch im einzelnen auffallende Analogien zu den Geradflüglern im engeren Sinne. In beiden Ordnungen ist die Rückbildung der Hinterflügel zur Flugunfähigkeit, die Ausbildung der Elytren zu speziellen Aufgaben eine häufige Erscheinung (Schutzdecken, »Drüsenorgane«, — Zirporgan). Ein Vergleich der Flügelgelenke beider Gruppen ist daher wertvoll und es wird sich zeigen, wie weit sich auch hier Analogien ausdehnen lassen. Abweichender verhält sich allerdings das Abdomen: Die Zahl der sichtbaren Hinterleibsringe ist acht infolge völliger Umbildung der Endsegmente zu Genitalfunktionen, wie auch MAYER (1876) dem Protocoleopteron acht Segmente im Abdomen zuschreibt; am vorderen Ende werden die drei ersten Segmente mehr oder minder zum Thorax bezogen und fallen der Rückbildung anheim.

Diese Analogien, sowie der Umstand, daß die Terminologie der einzelnen Segmentabschnitte zum Teil auf den bei Coleopteren gemachten ersten Untersuchungen beruht, werden noch öfters zu notwendigen Vergleichen der Orthopteren mit den Coleopteren veranlassen und berechtigen zur Voraussetzung obiger Betrachtung. Im übrigen sind die Vergleiche des Thorax und der Gelenkteile der Orthopteren mit Coleopteren von AMANS durchgeführt, so daß auf diese interessanten Darstellungen hier ausdrücklich verwiesen sei.

Die folgenden Untersuchungen, insbesondere auch der Versuch einer Deutung des »Mikrothorax«, regen an, auf eine weitere morphologische Frage

Die Vorsegmenttheorie (vgl. II. Teil, Abschn. G, h)

einzugehen: Es handelt sich um die Ansicht, die von KOLBE (1893) und VERHOEFF u. a. vertreten wird, daß das Segment des Insektenthorax und die ersten Abdominalsegmente sich aus zwei, ursprünglich bein- und stigmentragend gedachten, Ursegmenten zusammensetzen, welche paarweise zusammengehören und deren vorderes, als das Vorsegment, Komplementärsegment, bezeichnet ist, deren hinteres das Hauptsegment vorstellt. Die Chilognathen wie Chilopoden sollen derartige primäre Zustände vor Augen führen:

- sei es, daß beide Ursegmente je ein Stigmen- und Beinpaar tragen und paarweise verschmelzen (*Diplopoda*);
- sei es, daß beide Ursegmente beintragend sind, das stigmentragende Komplementärsegment jedoch nicht mit dem stigmenlosen Hauptsegment verschmilzt (*Scolopendra*);
- sei es, daß eine innige Verschmelzung des stigmentragenden, aber beinlosen Vorsegments mit dem beintragenden aber stigmenlosen Hauptsegment eintritt (*Geophilus*),
- oder endlich, daß das beinlose Komplementärsegment mit dem beintragenden Hauptsegmente — beidestigmenlos — sich vereinigt oder nicht (*Scolopendrella*).

Während nun ein Vergleich von *Scolopendra* aus über *Lithobius* zu *Scutigera* zeigt, wie das Vorsegment vorherrschend werden kann, vermittelt *Scolopendrella* den Übergang zu den Insekten, der sich dadurch charakterisiert, daß das Komplementärsegment ein Stigma trägt, aber beinlos wird und vom beintragenden, aber stigmenlosen Hauptsegment im Wachstum übertroffen wird und in den meisten Fällen unterdrückt wird, oder z. B. im Abdomen völlig in dasselbe aufgeht; ein Übergang, den am Thorax die Lampyriden-Larven, Raphidien und *Lygeus* noch jetzt deutlich vorführen sollen.

Stigma und Vorsegment (vgl. II. Teil, Abschn. G, h, i).

Durch den Schwund der Vorsegmente kommen die Stigmen in eine intersegmentale Lage, das mesothorakale wird zum Prothorax einbezogen, das prothorakale kommt in Fortfall, das metathorakale wird zum Mesothorax einbezogen; so erhält die bereits von PALMÉN begründete Ansicht der Lage des Stigmas als ursprünglich am Vorderende des zugehörigen Segments durch die Vorsegmenttheorie eine neue, scheinbare Stütze (KOLBE 1893) und man kommt zur Annahme, daß der Prothorax im imaginalen Zustande stigmenlos sei. Die

Kopfsegmente jedoch, sowie die vom 9. inklusive ab (vgl. Diplopoden) gerechneten Segmente des Hinterleibs bestehen aus nicht paarweise zusammengesetzten, sondern einfachen Ursegmenten.

Reste der Komplementärsegmente haben sich im Thorax und den ersten Abdominalsegmenten der Insekten vielfach (vgl. bei KOLBE) erhalten.

Demgegenüber geben die Untersuchungen zumeist älterer Autoren keinen Grund, den Aufbau eines einzigen Segments auf einer morphologisch doppelwertigen Grundlage anzunehmen. Die zwischen den einzelnen Segmenten auftretenden, intersegmentalen, bzw. präsegmentalen Chitinteile veranlassen eben bei alleiniger Betrachtung der Insekten zu keiner andern Deutung, als der sekundärer Differenzierung aus mechanisch genügend erklärlicher Ursache; das Stigma liegt am Hinterrande des Segments und würde nach BRUNNER (1876) z. B. tatsächlich untergegangen sein. Es würden sich also die Zwischensegmentbildungen bei Coleopteren, Dipteren (BRAUER 1882) Geophiliden usw. mechanisch erklären lassen und selbst bei Lampyridenlarven usw. vorerst einer phylogenetisch - morphologischen, spekulativen Deutung entbehren können.

Der letzteren, voraussetzungslosen Auffassung ist schon auf Grund allgemeiner Überlegungen der Vorzug zu geben; denn es läßt sich kaum ein treffiger Grund dafür anführen, warum die homonome Anlage der Segmente allmählich zu einer Rückbildung alternierender Segmente innerhalb eines beschränkten Bezirks geführt werden sollte.

Die Schwächen der ersteren Auffassung beruhen, abgesehen von den mangelnden anatomischen Anhaltspunkten darauf, daß die Embryologie Spuren einer doppelten Segmentanlage nicht nachweist; der Einwand, es seien die Insekten embryonal cänogenetisch verändert und zeigten infolgedessen äußerlich diese doppelte, erst in späteren, feineren Differenzierungen hervortretende Zusammensetzung eines Segments nicht mehr, gehört ins Gebiet der Spekulation und kann viel richtiger durch einen physiologischen Erklärungsversuch ersetzt werden. Letzterer dürfte auch für die Myriopoden, insbesondere Chilopoden, ausreichen, welche phylogenetisch von einem durch unbeständige und zahlreiche Segmente charakterisierten Ausgangspunkte aus einen eignen Entwicklungsgang mögen eingeschlagen haben. Die so gänzlich abweichenden Chilognathen dürfen überhaupt nicht zur Beurteilung dieser Dinge bei Insekten herangezogen werden, da sie selbst den Chilopoden sehr fern stehen.

Ob die Frage nach dem metathorakalen Stigma und die Frage des

Mikrothorax einer solchen hypothetischen Annahme bedarf, wird sich herausstellen, wenn nach Kenntnis des Skeletts und der Muskulatur nochmals auf diese Frage eingegangen wird.

Behandlung des Stoffes.

In der nachfolgenden Beschreibung für *Gryllus domesticus* halte ich mich zunächst an die topographisch klarliegenden Dinge. Unter Bevorzugung rein mechanisch-funktioneller Begründung bleibt z. B. auch die auf Grund des Befundes bei Chilopoden durch phylogenetische Spekulation den Insekten aufgedrungene Anschauung von der morphologischen Bedeutung der vier Pleurite jederseits unberücksichtigt und die seit den älteren Anatomen herkömmliche einheitliche Einteilung in Segmentbezirke bestehen.

Die Übersicht über die in der Einleitung entwickelte Disposition ergibt folgende Behandlung des Stoffes:

I. Übersicht über die Skelettteile.

A. Beschreibung des Thorax und der an ihn angrenzenden Bezirke des Kopfes, des Hüftgliedes und des Hinterleibes bis einschließlich zum vierten Abdominalsegment in der detaillierten Weise, wie sie die nachfolgende Betrachtung der Muskulatur notwendig macht.

B. Die spezielle Kenntnis des Flügelskeletts und der Gelenke, derart, daß die mesothorakalen Teile auf die metathorakalen zurückgeführt werden.

II. Übersicht über die Muskulatur.

Nach zusammenfassenden Bemerkungen über Skelett und Muskulatur sollen oben entwickelte morphologische Fragen zur Besprechung gelangen und einige weitere Bemerkungen angeknüpft werden.

III. Die Mechanik des Flügels
an *Gryllus* dargestellt und auf die übrigen Orthopteren ausgedehnt.

IV. Allgemeiner Vergleich der Geradflügler mit den übrigen Insektenordnungen.

I. Teil.

Das Skelett.

Allgemeine Vorbemerkungen.

Der nachfolgenden Beschreibung zunächst für *Gryllus domesticus* mit vergleichender Hinzuziehung von *Gryllus campestris* liegen die von CUVIER (1828), BURMEISTER (1832), KOLBE (1893), BRUNNER (1876)

und KLEUKER (1883) gemachten, mehr allgemeinen Untersuchungen für Orthopteren mit Berücksichtigung der S. 272 genannten, älteren Autoren zugrunde.

Eine speziellere Anschauung erhält man für *Gryllotalpa* durch BURMEISTER, KLEUKER. Eine genauere Anatomie des Thorakalskeletts mit allgemeiner Gültigkeit für Locustiden und Acridier erhält man durch AMANS. Zu einer genauen Kenntnis des Thorakalskeletts der Forficuliden führen seit MEINERT (1862/63) die Arbeiten VERHOEFFS (1903). Durch letzteren sind besonders die Pleurenteile der Forficuliden, Blattiden und Apterogenea eingehend beschrieben worden.

Speziell für das Endoskelett, den Endothorax, ist die Abhandlung KLEUKERS (1883) durch Verarbeitung aller älteren Angaben maßgeblich geworden.

Gryllus speziell ist bisher noch nicht berücksichtigt worden. Die systematischen Arbeiten SAUSSURES, BRUNNERS usw. machen keine näheren Angaben. BRUNNER (1876) bespricht das Abdominalende von *Gryllus domesticus*.

Bezüglich der Nomenklatur sind wesentliche Änderungen nicht vorgenommen. Für das äußere Skelett ist in Deutschland seit langem eine einheitliche Bezeichnungsweise angenommen (vgl. KOLBE 1903), mit welcher sich die nicht erheblich abweichende, ausländische, insbesondere französische (vgl. AUDOUIN und AMANS) unter gegenseitiger Ergänzung leicht vereinigen läßt.

Für das Endoskelett ist die Bezeichnungsart KLEUKERS angenommen.

Für die zahlreichen Gelenkteile habe ich neue Bezeichnungen eingeführt, ohne Rücksicht auf die der Wirbeltieranatomie entlehnten älteren Bezeichnungen. Wir erhalten somit eine einfache, allgemeine, deutsche Nomenklatur der Gelenke, welche durch Vergleich mit der von AMANS durchgeführten französischen, allgemein für Insekten brauchbar sein dürfte.

Es wurde der Begriff des episternalen und epimeralen Bezirks strenger durchgeführt und auf den Flügel, die Gelenke und auch auf das Sternit bezogen. Die Synonymik der einzelnen Teile ist an Ort und Stelle berücksichtigt. Die Ansichten GRABERS 1877 über die Benennung von Skeletteilen (S. 87 unten) und über das Flügelgeäder (S. 196) sind an sich sehr berechtigt: Die einzelnen Teilstücke des Thorakalsegments sind tatsächlich nichts weiter als Leisten und Furchen bildende Faltenysteme in der ursprünglich ununterbrochenen Chitin-

decke, wovon *Gryllus domesticus* ein sehr deutliches Bild gibt. Im übrigen jedoch ist GRABER zu entgegnen, daß die Beziehungen allgemein verbreiteter funktioneller Eigenschaften zum Körperbau konstant genug sind, um allmählich zu bestimmten Eigentümlichkeiten von morphologischem Werte zu führen (vgl. die Flügelgelenk-homologien von *Gryllus*) und BRAUERS Kritik (1882, Abt. 1, S. 240) ist berechtigt. Wenn sich auch demnach Ausdrücke aus der Anatomie der Wirbeltiere gefahrlos auf die Insekten anwenden lassen und sich zum Teil eingebürgert haben, so ist es dennoch empfehlenswert, nach Möglichkeit andre Ausdrücke anzuwenden. So sei der Raum unterhalb der langen Insertionsstelle der Flügel, dessen episternaler Teil füglich noch als Achselhöhle (wegen der wichtigen Hebelarme — Costalfeldadern) bezeichnet werden könnte, als episternale bzw. epimerale-anale Flügelgelenkhöhle (*creux de l'aisselle* AMANS) bezeichnet. Für die beiden Enden der Pleuralleiste (*-lamelle*) darf der Ausdruck Hüftgelenkkopf, in die Hüftgelenkgrube (Gelenkpfanne GRABERS) eingelenkt, bzw. der Ausdruck Pleuralgelenkkopf oder einfach Pleuralgelenk beibehalten werden. Die Bezeichnung Tergum, Tergit und Notum wurde für den dorsalen Bezirk in allgemeiner Bedeutung beibehalten, wobei Tergit als morphologischer Ausdruck bevorzugt wurde, Notum besonders in der Verbindung Pronotum, Mesonotum, Metanotum, wie bisher gebräuchlich bleibt. Für die Teile des Tergits, Notums, wurde die Bezeichnung Scutum weitergeführt: Praescutum, Scutum, Postscutum. AMANS zieht die Bezeichnung Dorsum der Bezeichnung Notum vor. Die alteingebürgerte Bezeichnung Chitinschne ist für die langen, innerhalb mancher, z. B. einiger dorso-ventraler Muskeln befindlichen, eingestülpten integumentalen Zipfel berechtigt, gleichfalls für die kurzen, mülsenförmigen Einsenkungen der Haut; im Unterschiede hierzu können die den Wirbeltieren analogen Umbildungen der Muskelenden, als wirkliche Sehnenbildungen, Muskelsehnen benannt werden.

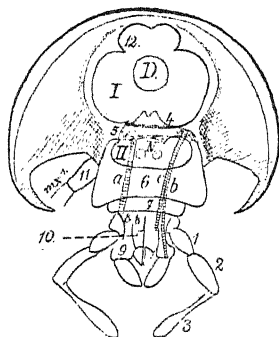
Der Ausdruck Ligament wurde angewendet, ohne damit eine Homologie mit Ligamenten der Wirbeltieranatomie ausdrücken zu wollen (vgl. Abschn. D). Er findet sich bereits bei AMANS, ohne jedoch eine genaue Definition erhalten zu haben.

Die Bezeichnung »distal« und »proximal« wurde ausschließlich auf die, durch die zur Medianachse senkrechte Querachse gegebene, Richtung beschränkt.

A. Der Stammteil des Thorax.

Das Hinterhaupt (Occiput) (Textfig. 1 u. 2)¹.

Der an den Prothorax grenzende Teil des Hinterhauptes ist eine stark chitinisierte, abgeplattete, halbkreisförmig begrenzte Fläche², von deren oberem Bogenrande nach vorn die geräumige Kopfkapsel gewölbt ausgeht und an deren geradem Unterende die Mundteile ansetzen: median die breite, vierseitige, dem Kopfsegment zugehörige Kehlplatte, das Submentum, die Gula (6 Fig. 1), welche die zugehörigen Gliedmaßen des zweiten Maxillenpaares trägt, nämlich: an die Unterkehle schließt sich ein schmales Zwischenstück (7), das Unterkinn, Hypostom, Mentum an, darauf das Stück nicht völlig einheitlich verschmolzener erster Grundglieder, der Laden bzw. der Taster (8), daran die frei dreigliedrigen Taster (1—3) und je zwei freie Glieder der äußeren (9) und inneren (10) Lade. Die Anheftung des Submentum erfolgt mittels der beiden Hinterwinkel, welche infolge der konkaven Einbuchtung des Hinterrandes der Kehlplatte scharf nach hinten vortreten und beiderseits entfernt von der Medianlinie gegen die Fläche der Hinterhauptplatte einlenken; der Unterrand der letzteren ist im Bereiche der Kehlplatte in einem derselben entgegengesetzten Sinne eingebuchtet, so daß ein unteres Hinterhauptslloch (II) entsteht, welches das Nervensystem durchtreten läßt. Das darüber gelegene, kreisrunde, obere Hinterhauptslloch (I) nimmt einen großen Teil inmitten der Hinterhauptfläche ein. Es ist vom unteren Hinterhauptslloch durch einen äußerst kräftigen Querbalken des Tentoriums (4) getrennt, welches nach vorn eine paarig angelegte, plattenartige Erweiterung in das Innere des Kopfes horizontal entsendet, deren Oberfläche dem Ansatz eines Muskels dient. Die derart gebildete obere Hälfte des Hinterhauptloches dient dem Durchtritt



Textfig. 1.

Das Hinterhaupt, Occiput, von hinten gesehen. I, oberes Hinterhauptslloch mit Darmlumen D; II, unteres Hinterhauptslloch mit Nervenstämmen N; 1, 2, 3, dreigliedriger Taster der zweiten Maxille; 4, Tentorium mit vorderer Fortsatzplatte; 5, Kehlsporn; 6, Kehlplatte, Submentum, Gula; 7, Kinn, Mentum; 8, Tasterträger; 9, äußere Lade; 10, innere Lade; 11, Ansatz der ersten Maxille *mal*; 12, Nackensporn; a, b, c, der Maxillenmuskel *bm*₄; N, Querschnitt des Bauchmarks.

Vergößerung 81/2fach.

¹ Vgl. Comstock 1902 Fig. 25.

² Postgena Comstock.

des Darmes. Seitlich der Kehlplatte setzen die übrigen Mundgliedmaßen an. Oberhalb der Anheftung der Kehlplatte, nahe dem Ursprung des Tentoriums, sendet die chitinverdickte Umrandung des Hinterhauptloches einen kräftigen, gebogenen, spitzen Kehlsporn (5) in den Bereich der zum Prothorax führenden Kehlhaut. Die leistenartig verstärkte Umrandung des oberen Hinterhauptloches trägt oben einen medianen¹ schwachen, seitlich davon einen paarigen, kräftigen und spitzen Vorsprung, den Nackensporn (12)²; außerdem wird jede Tentoriumhälfte wiederum halbiert durch den Ansatz eines Vorsprungs am Unterrande. Alle diese Vorsprünge dienen dem Ansatz von Muskulatur oder für Bewegungsvorgänge als Gelenke³.

Die Halshaut, der »Mikrothorax« (Textfig. 2)⁴.

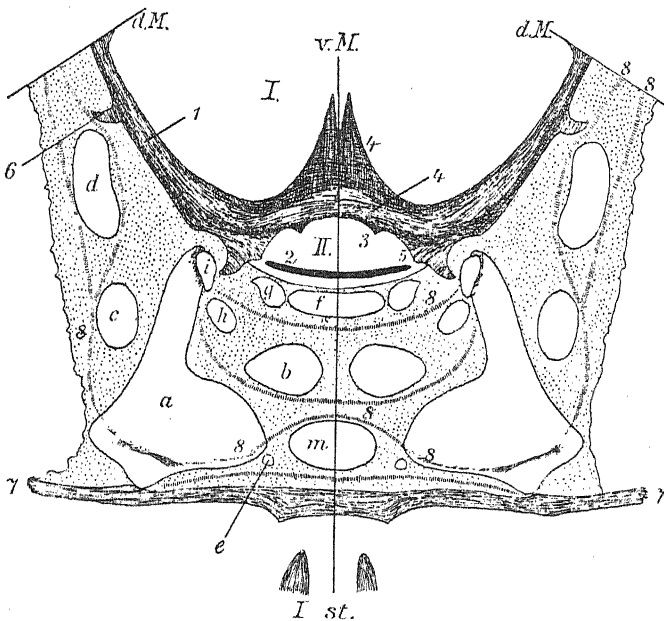
Der Kopf ist in der Ruhelage in das Halsschild eingezogen und demselben dorsal völlig angepaßt; ventral hingegen wird ein Teil der den Kopf mit dem Prothorax verbindenden Intersegmentalhaut sichtbar. Diese Halshaut ist weichhäutig und reichgefaltet und gestattet daher dem Kopfe eine große Beweglichkeit; sie ist dorsal als Nackenhaut auf einen schmalen Streifen beschränkt und erlangt erst ventral als Kehlhaut eine größere Breite; sie ist auf dem Rücken der Falten mit zahlreichen, nach außen vorgewölbten Chitinplättchen und mit reichlicher Muskulatur versehen. Das wichtigste Chitinstück ist ein Plattenpaar α , welches zahlreichen Muskeln Ansatz bietet und sich bei seitlich ventraler Lage vom Hinterhaupt zum Prothorax erstreckt. Die Platte, die sei erste, hintere Kehlplatte genannt, ist ein unregelmäßiges, hinten breites, nach vorn von der Mitte an jäh verschmälertes, nach außen gewölbtes Chitinstück mit ringsum eingebogenem Rande und ziemlich geradliniger oberer Begrenzung. Die breite, einen großen Teil des Kehlbezirks einnehmende, etwa trapezoide, hintere Hälfte der Platte ist mit stumpfer, ventralseitiger Ecke gegen die Medianlinie gerichtet; die Hinterecke ist einwärts umgebogen und lehnt sich in der Nähe der Vorderbeinwurzel an den Seitenteil des Prosternums, gegen dessen leistenartigen Vorderrand (7) an. Mit der schmalen Vorderhälfte lenkt die Kehlplatte gegen den Hinterhauptsring, der hier den bekannten spitzen Kehlsporn entgegenschickt; die Verbindung zwischen beiden Teilen vermittelt ein kleines,

¹ Dorsal apodeme COMSTOCK.

² Extensors of the head COMSTOCK.

³ COMSTOCK 1902 zeigt (vgl. dort Fig. 25) gleiche Verhältnisse für das Hinterhaupt einer Grille. ⁴ Vgl. COMSTOCK 1902 Fig. 23.

kräftiges Chitinplättchen *i*, welches tief in die Halshaut eingesenkt ist, an einer Stelle, die außen durch eine tiefe Grube¹ kenntlich ist; es sei als vordere Kehlplatte bezeichnet. Die beiden genannten Stücke sind kräftige Chitinplatten und dienen beide dem Ansatz von Muskulatur; sie sind unter sich und mit dem Kehlsporn durch kräftige und dicke Ligamente (siehe später) verbunden. An der Medialecke



Textfig. 2.

Die Halshaut, der »Mikrothorax«, von innen gesehen; hier ausgebreitet, in Wahrheit stark gefaltet. 1, Hinterhauptsring; 2, Ansatz des Submentum; 3, unterer Sporn des Tentorium; 4, Tentorium; 5, Kehlsporn; 6, Nackensporn; 7, Vorderrand des Prosternums; 8, Kehlfalten und Nackenfalten; 9, gestrichelte Bänder; 10, Nackenplättchen; 11, 12, 13, Kehlplatten; 14, erste Kehlplatte, hintere; 15, zweite Kehlplatte, vordere; 16, dorsale Medianlinie; 17, ventrale Medianlinie. 1, oberes, 12, unteres Hinterhauptsloch; 17, prothorakales Sternit. Vergr. 20fach.

der großen Kehlplatte befindet sich noch ein sehr kleines Chitinstück *e*. Durch diese Kehlplatten wird die Halshaut in eine untere Kehlhaut und eine obere Nackenhaut geschieden. Die hierin weiter erkennbaren Chitinplättchen unterscheiden sich von den eben genannten durch ihre zarte Beschaffenheit und die fehlende Muskulatur; es sind die folgenden: In der Kehlhaut, welche das Prosternum mit dem Hinterrande der Kehlplatte, Kinnplatte (Mentum, Hypostom) verbindet: Nahe dem Vorderrande ein unpaares, rechteckig-querbreites

¹ Vgl. COMSTOCK 1902 Fig. 23.

Plättchen *f*, zu dessen Seiten ein kleines, ovales Plattenpaar *g*¹; dahinter folgt die erste quere Kehlfalte; hinter dieser ein medianes, annähernd ovales Plattenpaar *b*¹, weiter seitlich nach vorn ein kleineres, ovales Plattenpaar *h*, dicht hinter dem vorderen Kehlstück *i* gelegen. Dahinter folgt die zweite quere Kehlfalte, welche wie die erste gegen *i* ausläuft. Es folgt eine dritte quere Kehlfalte, welche über die ventralseitige Ecke der Platte *a* und über den hinteren Flächenteil dieser Platte hinüber verläuft und sich mit der vierten Kehlfalte vereinigt; diese verläuft dicht vor dem Prosternum und hinter dem Plattenpaare *a* her; zwischen letzterem und der 3. und 4. Falte liegt eine besonders bei *Gryllus campestris* gut erkennbare Platte *m* von besonders zarter Beschaffenheit. In der schmalen Nackenhaut befinden sich zwei Plattenpaare, ein unteres *c* dicht über der ersten Kehlplatte und ein oberes, der dorsalen Medianlinie genähertes *d*. Da alle letztgenannten Plättchen weder Muskeln den Ansatz bieten, noch besonders fest sind, so hat nur die erste und zweite Kehlplatte *a* und *i* mechanische Bedeutung; die vordere Spitze von *a* ist der Unterstützungspunkt, um welchen die mannigfaltigen Kopfbewegungen vermittle der reichen Halsmuskulatur ausgeführt werden.

Die Deutung dieses Bezirks ist zur Zeit Gegenstand der Kontroverse. VERHOEFF hat diesen Halsplattenbezirk als ein unterdrücktes Hauptsegment aufgefaßt und als Nackensegment, Metacephalsegment, Mikrothorax bezeichnet; er konnte, von diesem, bei Geradflüglern so reich entwickelten Restplatten ausgehend, bei allen übrigen Insektenordnungen eine Abnahme der Plattenreste nachweisen, entsprechend dem Maße, in welchem sich das Insekt von dem phylogenetisch den älteren Zustand darstellenden Orthopteren entfernte. BÖRNER hingegen faßt den Segmentbezirk als stigmenloses, prothorakales Vorsegment, Intersegment, Zwischensegment auf, nachdem er eine Anzahl der Platten als dem Hauptsegmente zugehörige Abspaltungen angenommen hat; es entstehen also drei Fragen:

Ist der »Mikrothorax«:

- 1) ein echtes Hauptsegment;
- 2) oder ein Vorsegment des Prothorax;
- 3) oder einfach eine physiologisch erklärbare Plattenbildung in der Intersegmentalhaut?

Der Vergleich der Befunde am Chitinskelett und der Muskulatur

¹ Der Bereich dieser Platten wird von COMSTOCK 1902 als sternum des »labial (= 2. Maxille) segment«, der des Plattenpaares *b* als dessen sternellum (vgl. Fig. 23 S bzw. S₂) bezeichnet.

mit den Angaben COMSTOCKS, VERHOEFFS und BÖRNER'S wird am Schlusse des II. Teiles versucht werden und alsdann ein Urteil über den »Mikrothorax« erlaubt sein.

Die nachfolgenden thorakalen und abdominalen Segmente bauen sich bekanntlich auf einer gemeinsamen Grundlage auf; man unterscheidet ein Tergit, ein im Thorax zweiteiliges Pleurenpaar, ein Sternit. Anders als im Abdomen haben diese Chitinbezirke in den drei Thorakalsegmenten eine gemeinsame charakteristische Ausbildung erfahren, beeinflußt durch die Anheftung der Beine und einer reichen Muskulatur. Das Sternit trägt paarige Apophysen (Entosternum bei AMANS), den Pleuren gehören die Pleuralleisten mit den Apodemen (Entopleuron bei AMANS) — auch hier soll (vgl. KLEUKER) die von BRUNNER noch beibehaltene Bezeichnung »Schlüsselbein« vermieden werden — an; die Pleuralleisten, in den Seitenrand der Hüfte eingelenkt, bilden das Hüftgelenk derselben. Diese Ausbildung des Coxalbezirks ist allen dreien Segmenten gemeinsam charakteristisch. Dieses Segment wiederum zerfällt in weitere Abschnitte gemäß der mit der spezialisierten Muskulatur verknüpften neuen Aufgaben, wie sie z. B. durch die Entwicklung der Flügel gegeben sind. In dieser Hinsicht schlägt der flügellose Prothorax im Gegensatz zum Meso- und Metathorax schon frühzeitig eine eigne Entwicklung ein, welche darin besteht, daß bei einheitlichem Tergit die dorsale Präsegmentallamellenbildung unterbleibt, die Pleuren nur wenig entwickelt werden, das Endoskelett eine eigenartige Ausbildung erlangt und — folgt man einer großen Zahl von Autoren, z. B. PALMÉN u. a. (vgl. II. Teil G, i) — das Stigma fortfällt.

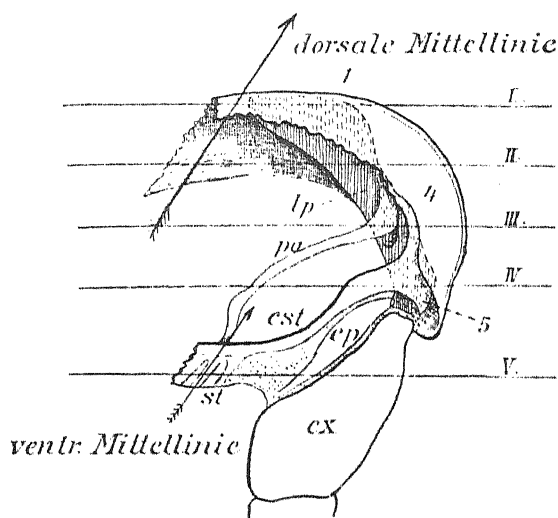
Der Prothorax (Textfig. 3, 4 und II. Teil Textfig. 5)

ist ringsum frei begrenzt. Sein Chitingertüst ist infolge der festen Verbindung des Sternits mit dem Tergit im Gegensatz zu den folgenden und dem vorhergehenden thorakalen Bezirk durch das Endoskelett einheitlich, in sich unbeweglich.

Das Tergit, das Halsschild (1), ist eine gewölbte, an den Seiten herabgebogene und die Beinwurzel überdeckende Chitinplatte mit parallelem Vorder- und Hinterrande; die vordere Öffnung wird dem engeren Lumen der hier ansetzenden Halshaut durch eine ringsum rechtwinklig einspringende kräftige Lamelle (4) angepaßt.

Das Sternit *st* ist eine unpaare, in der Längslinie schmale, vierseitige Chitinplatte der im übrigen weichhäutigen Ventralseite; es umgreift vorn mit langen, schmalen Seitenfortsätzen *est*, dem Coxosternum

BÖRNER'S, Antesternum AMANS, die Gelenkhöhlen *ex* der Beine und bildet als kräftige Chitinleiste den ventralen Vorderrand des Segments überhaupt, der sich unmittelbar in den einspringenden Chitinrahmen des Tergits fortsetzt. Zwei, den größten Teil der Sternalplatte einnehmende, median einander genäherte Längsverdickungen, die an ihrem schmaleren, vorderen Ende vor Erreichen des sternalen Vorderandes absetzen, entsenden von ihrem verbreiterten Hinterende aus die schlanken Proapophysen *pa*, Entosternum AMANS'; dieselben biegen



Textfig. 3.

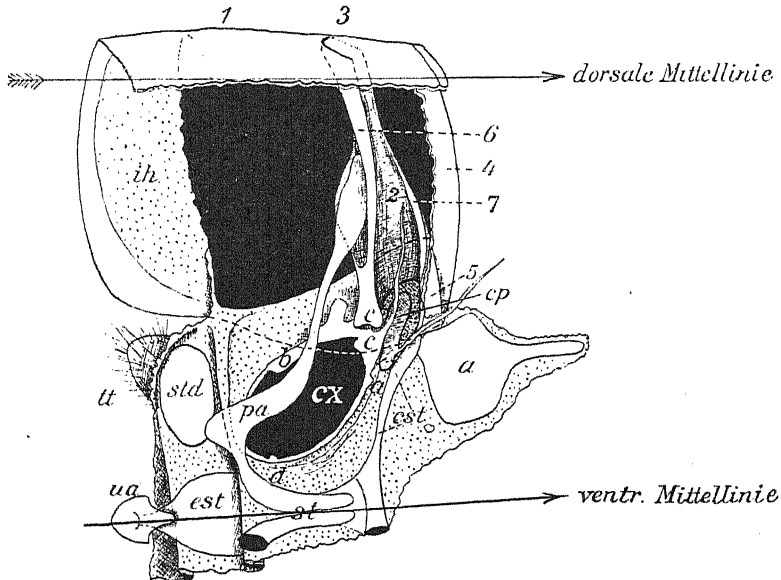
Der Prothorax. Vordere Ansicht der linken Hälfte. dorsale Medianlinie; ventrale Medianlinie; 1, Halschild; 2, Pleurallamelle, *lp*; 3, deren oberer halbmondförmiger Ansatz; 4, Vorderendlamelle desselben; 5, Chitinlappen; 6, Innenkante von 2; 7, Seitenkante von 2; c, Hüftgelenk; *cx*, Hüfte, Coxa; Hüftfranz mit den Ecken bei *c*, *b*, *d*, *a*; *pa*, Proapophysengabel; *st*, Prosternum; *est*, dessen als Coxosternum unterschiedener Seitenteil; *cp*, Präcoxalplatte, Trochantin, mit Chitinschnecken; *est*, epimerales Sternit mit *ua* unpaarer Apophyse; *th*, Stigmantasche; *std*, Stigmandeckel; *a*, erste Kehlplatte des Mikrothorax; *th*, hintere Intersegmentalhaut; die weichhäutigen Chitinbezirke sind durch Punktlirung kenntlich. I, II, III, IV, V bezeichnet die Schnitthöhe der Frontalschnitte I–V, Textfig. 9–13. II. Teil.

Vergrößerung 15 $\frac{1}{4}$ fach.

nach kurzem, seitlich rückwärtigen Verlauf in scharfer Biegung nach vorn um, divergieren alsdann, sich verschmälernd, in seitlicher Richtung nach oben, treten dabei über die Hüfthöhlen und lehnen sich mit verbreiteter Endlamelle an eine andre endoskeletale Bildung an.

Letztere, die Pleurallamelle *lp* (Entopleuron AMANS), ist ein unregelmäßig lamellöser, sehr kräftiger Chitinpfeiler, welcher jederseits der Medianlinie in der Mitte einer Halsschildhälfte in einer äußerlich durch die dorsale, halbmondförmige Fleckenzeichnung (3) kenntlichen Linie sich anheftet; er verläuft frei nach unten an die Außen- und Vorderseite

der Beinwurzel. Mittels einer hierbei vollzogenen Drehung wird die ursprünglich konkav nach vorn weisende Vorderfläche der Lamelle (vgl. II. Teil Frontalschn. I, Textfig. 9) zunächst medianwärts (vgl. Frontalschnitt II, III usw., Textfig. 10, 11), ganz unten sogar ein wenig im vorderen Teile nach hinten gewendet. Die oben medianwärts weisende Kante, die Innenkante (6), ist unten zur Hinterkante geworden und endigt erheblich verdickt in einem gegen den Außenrand der Hüfte eingelenkten, gerundeten Vorsprung des Hüftgelenks. Die oben nach



Textfig. 4.

Der Prothorax. Innere Seitenansicht der linken Körperhälfte. Figurenerklärung vgl. Textfig. 3. Vergrößerung 20 $\frac{1}{2}$ fach; die Platte *a* ist nur 16fach vergrößert.

außen weisende Kante der Lamelle, sie sei als Seitenkante (7) bezeichnet, ist am unteren Ende zur Vorderkante geworden; sie vereinigt sich hier mit dem das Halsschildlumen verengenden Chitinrahmen an einer Stelle, in welcher sie zugleich mit dem lateralen Ende des Prosternums zusammentrifft, eine Stelle, welche äußerlich durch einen breiten, spitz endenden, dem Coxalgelenk vorgelagerten Chitinlappen (5) kenntlich ist; derselbe bedeutet das seitliche Ende der sternalen Vorderrandsleiste. Die Unterkante dieser Pleurallamelle ist einem dem Ansatz des vierten Pleuralmuskels *Ipm*₄ dienenden coxalen Vorsprung entsprechend eingebuchtet; etwas oberhalb setzt die weiche, untere Duplikatur des über die Beinwurzel vortretenden (vgl. II. Teil, Frontalschn. IV, Textfig. 12) Halsschildseitenlappens

an. Vom mittleren Drittel der Hinterfläche der Pleurallamelle geht eine Lamelle aus, derart, daß ihre Kante, die Hinterkante, unten an der Innenkante der Pleurallamelle entspringend, alsbald an die seitliche Wölbung des Halsschildes herantritt und sodann in die Seitenkante (7) der Pleurallamelle übergeht; der durch die Hinter- und Seitenkante in der oberen Hälfte der Lamelle vermittelte Anschluß an das Halsschild geschieht wiederum in einer breit-lamellösen, queren Erweiterung des schmalen Randes. Die durch den Hinterrand bestimmte Hinterfläche der Pleurallamelle ist dem sich hier anlehnenden Ende der Proapophysengabel *pa* angepaßt. Die Einrichtung verleiht also dem Thorax eine große Festigkeit entsprechend einer mächtig entwickelten Muskulatur, der sie in ihren Biegungen angepaßt ist (vgl. II. Teil, Textfig. 6 und Frontalschnitte I—V). Die Muskeln, sowie die Beteiligung an der Bildung des Hüftgelenks, geben, wie gezeigt werden wird, ein Recht zur Bezeichnung des Stückes als Pleurallamelle.

In der die Coxa mit dem Tergit verbindenden weichen Haut sucht man vergebens nach Pleurenstücken.

Infolge der mehr nach vorn ausgreifenden Beinbewegung setzt die im Vergleich mit den beiden folgenden Beinpaaren große Hüfte am vorderen Teil des Segments und schräg mit nach vornweisendem Hüftgelenk an. Vom Sternit ist die Coxa durch eine breite, weiche Gelenkhaut getrennt. Zwischen Coxa einerseits und dem Unterrande der Pleurallamelle, sowie dem seitlichen, sternalen Ausläufer anderseits ist eine kleine, vorn gerundete, in tiefer Falte einziehbare Platte, die Präcoxalplatte *ep*¹, der Trochantin (AUDOIN, VERHOEFF usw.), eingeschoben; sie trägt beiderseits zwei lange, dem Ansätze von Muskeln dienende Chitinschmen. An der Hüfte unterscheidet man vom Vorderwinkel *a* bis zum Hinterwinkel *b* den sehr kräftigen, leistenartigen Seitenrand gegenüber dem Innenrand; ersterer nimmt in seiner Mitte den Gelenkkopf der Pleurallamelle auf und bildet das Hüftgelenk *c* (Fig. 4); die von hier nach vorn durch den Ansatz der Präcoxalplatte, Trochantin, kenntliche Strecke werde als Vorderrand, vorderer Seitenrand *ac*, vom Seitenrande *cb* unterschieden, welcher letzterer gleichfalls eine kurze, breite Sehne trägt. In der Mitte des Innenrandes bezeichne der Punkt *d* den Innenwinkel und die hintere Hälfte des Innenrandes *db* werde als Hinterrand besonders bezeichnet.

Einen ventralen, hinter dem Prothorax sich anschließenden, faltig

¹ Vgl. Nachschrift.

abgesetzten Segmentbezirk (vgl. poststernale Region AMANS) beziehe man vorläufig schon zum Prothorax: Eine unpaare, regelmäßig vierseitige Sternalplatte *est*¹ ist hinten allmählich in einen dünnen, kurzen Stiel zusammengezogen, welchem eine unregelmäßig vierkantige Platte mit spitzem Vorderwinkel und breiter, etwas gerundeter Hinterecke aufsitzt; dieser endoskeletale »Knochen« werde unpaare Proapophyse *ua* genannt, sogenanntes unpaares Zwischenstück, Zwischenapophyse. Apodem, Pleurallamelle, Apophysen sind hier wie in den folgenden Segmenten als ektodermale Einstülpungen hohl (vgl. Frontalschnitt IV). Zum Bezirke dieser epimeralen Sternalplatte *est* gehört hinter der Coxa eine pleurale Platte *std*, welche als Stigmen-»Deckel« die äußere Bedeckung der großen, lippenartig vorragenden Stigmentasche *tt* abgibt. Hinter dem Ansätze der sehr weiten, hinteren Intersegmentalhaut tritt der Halsschild erheblich weit frei nach hinten vor, so daß er den Mesothorax und die Flügelwurzel überdecken kann. Auf die etwaige Deutung des epimeralen Sternits samt unpaarer Apophyse und Stigmenteckel als Vorsegment des Mesothorax und auf die morphologischen Deutungen verschiedener Bezirke wird nach Kenntnis der Muskulatur eingegangen werden (vgl. II. Teil, Abschn. G, h).

Die Ausbildung des Prothorax wird bei den Geradflüglern nur noch von *Gryllotalpa* [vgl. BURMEISTER (1832) und KLEUKER (1883)] übertroffen. Inwiefern dort die Mittelleiste und ihre sternale Verbindung etwa auf die Pleurallamelle und Apophysen zurückzuführen sind und was die Seitenfortsätze des Pronotum bedeuten, ist aus BURMEISTERS Angaben nicht mit Sicherheit zu erkennen; diese abweichenden Dinge mußten von neuem untersucht werden. Bei *Acriliern* tritt eine Verwachsung von Apodem (Pleurallamelle) und Apophysengabel ein (BRUNNER), bei *Moristus* nur eine Einfügung. *Locusta viridissima* (KLEUKER) steht hinter *Gryllus* erheblich zurück; die Apophysen sind frei und die Pleurallamelle durchsetzt den Thorax nicht. Bei *Blattiden* erinnern die Apodeme an *Gryllus*, Apophysen fehlen. Bei *Forficuliden* sind die Apodeme gering, die unpaare gar nicht, die paarige gut entwickelt. Es ist also bei den z. T. Röhren bauenden Grillen infolge erhöhter Aufgaben der Vorderbeine ein hoher Grad der Ausbildung des gesamten Thorax gegeben, der bei *Gryllotalpa* zu ganz aberranten Verhältnissen führt (*Mantis* vgl. KLEUKER).

Die beiden nachfolgenden Segmente, der Meso- und Metathorax, sind unter dem Einfluß der zwischen Tergit und Pleuren angehefteten

¹ Von COMSTOCK 1902 passend sternellum genannt (vgl. S₂ Fig. 12 u. 13).

Flügel entwickelt, während im Prothorax hauptsächlich die Beine gestaltend einwirkten. Beide weisen eine Reihe gemeinsamer Züge auf: die Ausbildung homologer Abschnitte im Tergit, der Phragmen, eines paarig dorsalen, präsegmentalen Chitinstückes; die Entwicklung großer, zweiteiliger Pleurenstücke, die Beziehungen dieser, sowie des Tergits zum Flügelgelenk, eine gleichartige Ausbildung des Endoskeletts, die mehr am Hinterrande des Segments ansetzenden Beine. Ohne daher das Flügelgelenk eingehender zu berücksichtigen, mögen wir diese Dinge zunächst am Mesothorax kennen lernen und im Metathorax auf ihn zurück beziehen.

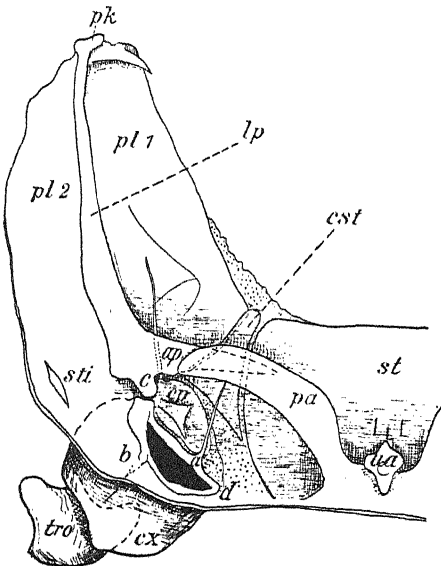
Der Mesothorax (Fig. 11, 12, 13, 17 und Textfig. 5 und 6)

erscheint im Gegensatz zum Metathorax infolge der mit Übernahme der musikalischen Tätigkeit verbundenen Rückbildung des Anal-fächers des Elytron als ein dorsal rückgebildeter, und hier besonders schmaler, gegen den Prothorax und Metathorax an Größe zurück-tretender Körperring (vgl. KOLBE 1893, S. 235 ff.) von ringsum freier Begrenzung. Die Verbindung mit dem in der Ruhelage unmittelbar aufgelagerten prothorakalen Hinterrand vermittelt oben genannte, sehr tief gefaltete Intersegmentalhaut (vgl. gleichfalls bei Coleopteren).

Das Sternit, Mesosternum, ist eine unpaare, große, trapezförmig gerundete Platte *st*, deren Seitenränder vorn an die Pleura stoßen, hinten an der Begrenzung der Gelenkhöhle teilnehmen; der vorn vor der Hüfte an die Pleura angrenzende, parasternale Seitenabschnitt des Sternits ist als etwa dreieckige, vorn spitze, selbständige Chitin-platte *est* abgegliedert, für welche BÖRNER'S Bezeichnung Coxosternum (Antésterneum AMANS, ein Name, der dem Wunsche VERHOEFF'S u. a. nach Vorplatten entgegenkommt) beibehalten werde. An seinem hinteren, faltig abgesetzten, d. h. aufgebogenen, kräftig chitinisierten Rande entsendet es die gegabelte Apophyse *pa* (Entosternum AMANS), deren beide Äste getrennt aufsitzen und zwischen sich die kleine unpaare Mesapophyse *ua* als einen vieleckigen, dem des Prothorax gleichenden Fortsatz zeigen. Die hohlen Apophysen sind am freien Ende alsbald mit lamellös verbreiteter, zur Aufnahme des apodemalen Zinkens *ap* oben tief eingefalteter Fläche gegen die Pleuren umgebogen; der breitere und längere hintere Lamellentheil verdeckt das Apodem und erstreckt sich über die Wurzel desselben hinaus, die vordere Lamelle umgreift das Apodem nur in seinem unteren Teile. Dem Ansatz von Muskeln dienen auf der Sternalplatte *st* zwei unpaare, kurze Längsleistchen, eine an der Basis der unpaaren

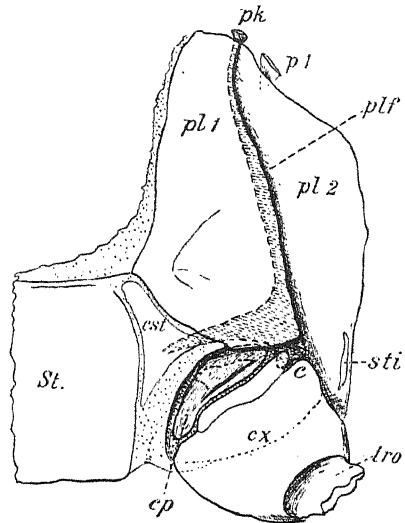
Mesapophyse, die andre vor derselben auf der Fläche des Sternits; unmittelbar seitlich vor letzterer sind weitere, kurze, paarige Leisten.

Die Mesopleuren pl_1 und pl_2 , BURMEISTERS Schulterstücke, Scapulae, STRAUSS-DÜRKHEIMS Plea bei Coleopteren (Mesopleuron AMANS) bilden entsprechend dem schmalen Mesonotum einen oben schmalen, nach unten ziemlich verbreiterten Bezirk der seitlichen Körperdecke; sie sind von weicher Beschaffenheit und zeigen nur in ihrer Mitte eine erhebliche chitinöse Verstärkung beiderseits einer



Textfig. 5.

Fig. 5. Innere Ansicht der linksseitigen Hälfte des Mesothorax von hinten gesehen (links). pl_1 , Episternum mit Lamelle *m* vgl. Tafellfig. 13; lp , Pleuralleiste mit Pleuralgelenkkopf pk und Coxalgelenkkopf c ; pl_2 , Epimeron; sti , Stigma; ap , Apodemzinken; st , Mesosternum; pa , Mesapophysengabel; tro , unpaare Mesapophyse; cst , Coxosternum; cp , Präcoxalplatte, Trochantin; bei cx Hüfttrand mit Chitinschnen; Ecken des Hüfttrandes: *a*, Vorderecke, *b*, Hinterecke, *c*, Seitenwinkel, mit *c* am unteren Ende von lp als Hüftgelenk, *d*, Innenwinkel; tro , Trochanter; pl , vordere Epimeralgelenkplatte. Vergr. $19\frac{1}{2}$ fach. Die Verbindung pl_1 — ap ist hier bereits gelockert.



Textfig. 6.

Fig. 6. Äußere Ansicht der linksseitigen Pleuren und Hälfte des Sternums und des Mesothorax (von seitlich-vorn und etwas von unten gesehen). Figurenerklärung wie in Fig. 5. Vergr. 17 fach. (Vgl. COMSTOCK 1902 Fig. 14.)

die Pleura in eine vordere und hintere Hälfte zerlegenden Furche plf (Fig. 2, 12, 13 und 14). Dieser Furche entspricht innen eine starke vorspringende Leiste, die Pleuralleiste lp (Entopleuron AMANS), eine Falte, deren unteres Ende in Form eines kräftigen Vorsprunges *c* gegen einen Chitinbezirk des seitlichen Hüfttrandes eingelenkt ist. Unmittelbar darüber springt die Leiste erheblich verbreitert in spitzem, langem und kräftigem Zinken (Apodeme *ap*) gegen die Apophysengabel

pa (Apophyse pédiopleural! AMANS) vor und verbindet sich, ohne daß eine Verschmelzung eintritt, mit dem lamellosen Ende derselben. Durch diese Einrichtung findet die mächtig entwickelte Beinmuskulatur eine feste Basis. Indem sich unmittelbar unter dem Flügelgelenk die pleurale Furche verflacht, tritt die alsdann weniger einspringende Pleuralleiste zugleich mit den oberen Pleuralrändern zum Flügelgelenk in Beziehung (Fig. 12, 13, 14).

Das vordere Stück der Mesopleura (p_1), BURMEISTERS vorderer, unterer Flügel des Schulterstückes (Ala scapulae anterior), DÜRKHEIMS vorderes Pleum bei Coleopteren, das Episternum (KOLBE) (Antépleuron = Antémésopleuron AMANS), grenzt mit seinem sehr verbreiterten unteren Rande unmittelbar an das Mesosternum und den Vorderrand der Hüfte. Der kurze, chitinöse Oberrand besitzt eine nach innen vorspringende lamellöse Leiste (Fig. 13 *m*, Textfig. 5). Eine schwache, inmitten der Innenseite von oben hinten nach unten vorn herablaufende, alsdann einmal rechtwinklig und in einem andern Aste spitzwinklig nach hinten ungebogene Leiste, nebst wenigen andern unbedeutenden, dient dem Ansatz von Muskulatur.

Das hintere Stück der Mesopleura (p_2), BURMEISTERS hinterer und oberer Flügel des Schulterstückes (Ala scapulae posterior), STRAUSS-DÜRKHEIMS hinteres Pleum der Coleopteren, das Epimeron (KOLBE) (Postpleuron AMANS) ist schmaler als das vordere, begrenzt am unteren Rande die Hüfte, trägt über dieser in der weichhäutigen, hinteren Begrenzung das Stigma *sti* und geht oben allmählich in den das Flügelgelenk tragenden weichhäutigen Bezirk über, welcher unmittelbar hinter dem Vorderwinkel ein kleines Haarpolster trägt (Fig. 13).

Die Beine sind der hinteren Segmenthälfte mittels der Hüfte dem zwischen Pleuren und Mesosternum befindlichen Raume eingelenkt, so daß Pleuren und Sternum die Coxa hinten in nur schmaler Falte umgreifen, vorn aber in langer Linie zusammentreffen. Wie am Prothorax ist zwischen Coxa einerseits und dem Episternum und dem seitlichen sternalen Schnüirstück *est* anderseits ein in einer tiefen Falte einziehbares, vorn gerundetes Chitinplättchen, die Präcoxalplatte, das Trochantin *cp* eingeschoben. Sie ermöglicht die freie Beweglichkeit des Beines und verdankt ohne Zweifel ihre Entstehung dem verschiedenartigen Ansatz der Muskeln; zwei lange, von den beiden Ecken der Coxalplatte ausgehende Chitinsehnen dienen dem Ansatz einiger derselben, ebenso ein nahe der Basis der Platte eingestülpter, dreieckig-breiter, chitigner Zipfel (vgl. Fig. 5 *cp*). Wie am Prothorax sind im

Verlaufe des chitinös verdickten, oberen Hüftlandes folgende Strecken zu unterscheiden: Der durch den Ansatz der Präcoxalplatte vom Hüftgelenk *c* bis zum Vorderwinkel *a* bezeichnete Vorderrand; der hintere Seitenrand vom Hüftgelenk *c* bis an den Hinterwinkel grenzt an das Epimeron; eine vom Hinterwinkel *b* senkrecht zum Hüftlande ausgehende Längsleiste dient dem Ansatz eines Muskels (*bm*₇); der kräftige Seitenrand im Gegensatz zum weniger chitinierten Innenrande, welcher hinter dem Innenwinkel bei *d* als Hinterrand unterschieden ist. Aus diesen Angaben, kombiniert mit der nachher zu betrachtenden Muskulatur, wird sich ohne weiteres die nicht näher untersuchte Mechanik des Beines ergeben. Es ist augenscheinlich, wie die in einer Richtung bestimmte Bewegungsmöglichkeit der Hüfte durch die Präcoxalplatte gegeben ist und hier der für die Bewegung nötige Spielraum hergestellt wird, während das Zusammentreffen der Hüfte mit den übrigen Bezirken zwar beweglich, aber doch weniger frei ist.

Das Tergit, Mesonotum (Meso-dorsum, notum AMANS) ist eine sehr widerstandskräftige Chitinspange (Fig. 11 und 17). Es ist keineswegs mehr eine einheitliche Masse; es zerfällt in einen Hauptteil und einen freien, intersegmentalen, präsegmentalen Teil *tv*.

Letzterer, die Präsegmentallamelle, ist eine mehrfach gebogene, dicke Lamelle, die einer Hautfalte entspricht und mit schmalen Ansatz weit ins Körperinnere vorragt; sie dient dem Ansatz von Muskeln. Indem die Faltungsränder in der Ansatzlinie frei werden, gehen sie hinten in die schmale, zum Tergit führende Verbindungshaut, vorn in die weite, zum Prothorax führende Hautfalte über; indem pleuralwärts die Faltung flacher und die Faltungsränder freier und breiter werden, wird die Faltung der Intersegmentalhaut derart beeinflußt, daß der vordere Flügel der Lamelle regional bereits dem Prothorax zugerechnet werden kann, der hintere Flügelteil an das Gelenk der Elytren bei *a*¹ herantritt, zwischen beiden Lamellenflügeln die Intersegmentallinie verläuft; ein winziges, dem hinteren Lamellenteil seitlich-hinten angeschlossenes Chitinstück *ch*₁ dient dem Ansatz eines Flügelmuskels. Außerdem tritt die Präsegmentallamelle noch in zwei medianwärts gelegenen Punkten nahe an das Tergit heran.

Der Hauptteil, das eigentliche Tergit (Dorsum AMANS), zeigt eine flache, schmale Vorderrandspartie *t*₂ (Dépression antédorsale AMANS) wohl gleichbedeutend dem präscutalen Teile anderer Insekten (vgl. Coleopteren, KOLBE) und das hochgewölbte Mesoscutum

$t + t_1$; letzteres ist durch starke, nach innen vorspringende Chitinleisten ringsum begrenzt. Von etwa dem ersten Drittel des Vorderrandes schräg zu den Hinterecken verlaufende, sich dort von ihrer Mitte an mit dem verdickten Hinterrande vereinigende, breite, starke Schrägleisten, endotergale Leisten *ed* (Entodorsum AMANS) scheiden ein medianes, unpaares Feld t von dem paarigen, vorderen Seitenfelde t_1 , welches etwas weniger chitinisirt ist. Die durch Faltung angelegten und durch zahlreiche Querbrücken verstärkten Schrägleisten erscheinen als Widerlager für das Gelenk von mechanischer Bedeutung; sie vermitteln auch zugleich die Beziehung zum Metathorax, indem sich an ihr seitliches Ende der präsegmentale Teil desselben eng anschließt *IIIc*. In dem Seitenfelde ist wiederum zu unterscheiden zwischen einem vorderen gewölbten, dem Ansatz eines Muskels (*dm₅*) dienenden und einem hinteren und seitlichen, flachen Bezirk *dt₁* (Dépression postdorsale AMANS). Die vordere besonders stark vorspringende Vorderrandsleiste des unpaaren Mittelfeldes ist beiderseits der Medianlinie als niedriges Proterophragma *pph* (Anté-dorsum AMANS) zu deuten (vgl. Metathorax). Bevor der Hinterrand des Tergits faltig vorgezogen und mit der Schrägleiste vereinigt, schließlich in die dünne Intersegmentalhaut, BRUNNERS Dorsalhaut »Postscutum« (Postdorsum AMANS) übergeht, bedeutet eine weiche, in dem medianen Hinterwinkel des Tergits auslaufende Duplikatur den Hinterrand des Flügels, der sich hinter dem Gelenk alsbald als freier, faltiger Lappen darstellt.

Gryllus domesticus wird in der Ausbildung des Mesothorax wiederum nur von *Gryllotalpa* übertroffen durch stärkere Entwicklung der unpaaren Mesapophyse; letztere fehlt bei Forficuliden. Bei den übrigen Orthopteren (Blattiden und Forficuliden, KLEUKER), scheinen die Mesapophysen die Mesapodeme nicht zu erreichen, mit Ausnahme von *Mantis* (KLEUKER) und *Acridium tartaricum* (BRUNNER). Der Apophysenstamm ist unpaar bei *Locusta*. Die Proterophragmen gleichen denen der übrigen Gruppen, sofern sie dort überhaupt ausgebildet sind. Nach Kenntnis des Metathorax wird auf das Endoskelett noch einmal vergleichend zurückgekommen werden. Die von BURMEISTER am Tergit der Coleopteren gemachte Unterscheidung eines vom Halsschild verdeckten Dorsulum von einem frei vorragenden Scutellum ist zwar angedeutet durch den medianen Hinterwinkel des Tergit, jedoch hier in dieser Schärfe nicht durchführbar; denn bei *Gryllus* sind weder Halsschild noch Deckflügel dem Mesonotum eng angepaßt; letztere liegen lose übereinander und zeigen bei

Acridiern eine Anpassung an das darunter gelegene Gelenk der Unterflügel in Gestalt eines Höckers.

Gryllus domesticus nimmt also in der Ausbildung des endoskeletalen Mesothorax eine hohe Stufe unter den Orthopteren ein, welche eine Folge der Beanspruchung der Vorderbeine ist und überhaupt dem Bedürfnis einer intersegmentalen Verfestigung dient.

Der Metathorax (Fig. 1, 2, 3 und 9, Textfig. 7).

Da der Aufbau des Metathorax auf den gleichen, im Mesothorax unterschiedenen Elementen beruht, so sind die Angaben über letzteren voranzusetzen.

Der Metathorax ist infolge der Verwachsung mit dem ersten Hinterleibsring nicht mehr ringsum frei begrenzt, und wir werden vor die noch nicht mit Sicherheit gelöste Frage seiner Abgrenzung gegen das Abdomen gestellt. Leicht ist auf der Ventralseite die Grenze am Hinterrande des Metasternums vor die darauffolgende erste abdominale Ventralplatte zu legen, schwieriger und kontrovers ist die Begrenzung in der pleuralen Region, d. h. die Frage, ob das dritte, das metathorakale Stigma wirklich ein metathorakales sei. Der hinter der Hüfte verlaufenden Falte aufwärts folgend rechnen wir die an die Coxa angrenzende weiche Pleuralhaut dem Metathorax zu (Fig. 2); die nicht sehr tiefe, aber unter allen Umständen deutliche Falte endet oben am Hinterwinkel *huc* des tergalen Bezirks. Die hinter dieser Falte folgende weiche Flankenhaut trägt ein großes, schräges, längliches Stigma *Isti*. Es folgt eine vertiefte Falte, welche oben zwar gleichfalls gegen den Hinterrand des Metatergums verläuft, unten jedoch am Hinterrande des ersten abdominalen Sternits ausläuft; die Verbindung des letzteren mit der stigmentragenden Pleuralhaut ist eine sehr schmale vortretende Falte (vgl. Fig. 1 und 2). Dieselbe spricht ebensowenig eine Trennung des pleuralen vom tergalen Bezirk aus, als jene Falten, welche die abdominalen Tergitspangen vom weichen Flankenbezirk sondern, ebensowenig wie z. B. eine vom Hinterrande des zweiten abdominalen Sternits zum Vorderrande des zweiten abdominalen Tergits verlaufende Falte gegen die Zugehörigkeit beider Teile sprechen kann. Im übrigen schließt sich die Stigmenhaut genau an das Tergit des ersten Hinterleibsringes an: Die Ursachen der Faltenbildungen sind zumeist mechanischer Natur (vgl. den zweiten Abdominalring) und man darf daher in Beurteilung dieser Frage nicht allzugroßen Wert auf sie legen. Dagegen dürfte die vor dem Stigma verlaufende, schwache Falte, mechanisch

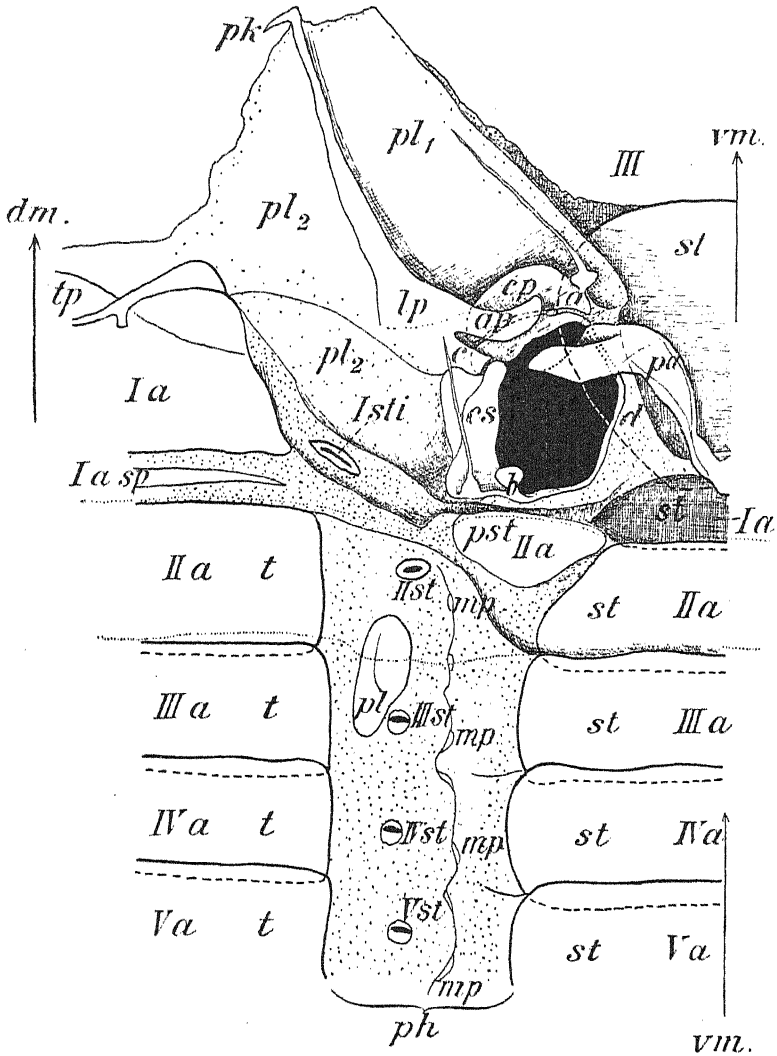
wenig erklärlich, die Andeutung einer intersegmentalen Grenze enthalten; schon hierin liegt ein Hinweis auf die Auffassung BRUNNERS und der meisten andern Autoren, welche, allerdings nicht gestützt auf ausreichende anatomische Details, das Stigma als ein abdominales auffassen, wobei unentschieden bleibt, ob ein metathorakales Stigma überhaupt vorhanden war, oder, wie eine Reihe von Autoren annimmt, es zum Hinterrande des Mesothorax bezogen ist. Es wird gezeigt werden, wie außer durch den Bau des Stigmenrandes und abgesehen auch von der in Fortsetzung der abdominalen Stigmenreihe hohen Lage des Stigmas — im Gegensatz zum mesothorakalen und prothorakalen — das Stigma durch die Muskulatur als abdominales sich ausweist. Die gleiche Beurteilung erfuhr das Stigma durch KOLBE und STRAUSS DÜRKHEIM. Es ist zu untersuchen, ob die Metamorphose von *Gryllus* die Ansicht bestätigt. Die dorsale Abgrenzung des Metathorax wird bestimmt durch das Tritophragma ph_3 und den Ansatz der intersegmentalen Muskulatur:

Der Hinterrand des Metathorax befindet sich also in jener bogigen Chitinleiste, welche in dem hinter dem flügeltragenden Abschnitt befindlichen Chitinbezirk eine vordere, etwas aufgewölbte Fläche, den postscutalen Teil des Metathorax tp , von einem hinteren, platten, den Abdominaltergiten gleichenden Abschnitt, das erste Abdominaltergit la , sondert.

Der Metathorax, das größte Körpersegment, ist ein breiter, und bei langer Anheftungslinie des häutigen Flügels verlängerter Körperring. Die Verbindung mit dem Mesothorax ist bei schmaler Intersegmentalhaut und kräftiger Muskulatur eine festere als die zwischen den übrigen Segmenten.

Das Sternit (Fig. 2, Textfig. 7), Metasternum st ist eine annähernd vierseitige, gerundete Platte mit langen und vorgewölbtem Vorderrand und kurzem, schwach ausgerandetem Hinterrande; ringsum tief faltig abgesetzt schützt es die weichen Gelenkhäute der Hüfte und der abdominalen Verbindung, die schmale Sternalhaut (BRUNNERS) (Poststernum AMANS); ein seitliches Schnürrstück fehlt; im Gegensatz zum breiten Zusammentreffen mit dem Episternum ist der Übergang zum Epimeron durch eine schmale Falte hergestellt. Die beiden Äste der schlanken Metapophyse pa (Entosternum AMANS) sitzen, da die im Mesothorax angetroffene Zwischenapophyse fehlt, einem kurzen gemeinsam Basalstück auf; der erst nach vorn, sodann schnell seitlich umgebogene Gabelast verbreitert sich distalwärts; im

letzten Drittel veranlaßt eine tiefe Falte die Bildung zweier nach oben freier Lamellen; es ist zu unterscheiden eine Vorder-(Ober-) und



Textfig. 7.

Der Metathorax und das Abdomen, flächenhaft ausgebreitet. Ansicht von innen, die linke Körperhälfte. *dm* u. *vm*, dorsale und ventrale Medianlinie; *pl*, Episternum; *tp*, Pleuralleiste; *ap*, Apodemzinken; *c*, Hüftgelenk; *pl2*, Epimeron; *IIst*, Metasternum; *pa*, Metapophysengabel; *cp*, Präcoxalplatte mit Sehne; *a*, Vorderwinkel, *b*, Hinterwinkel mit Sehnenplättchen, *c*, Hüftgelenk, Seitenwinkel, *d*, Innenwinkel; *es* Seitenrandleiste der Coxa; *tp*, Postscutum; *Iat*, *IIat*, erstes Abdominaltergit, zweites usw.; *Iasp*, posttergale Spange des ersten Tergits; *Isti*, *IIsti* od. *Iasti*, *IIasti*, erstes Abdominalstigma, zweites usw.; *ph*, Flankenhaut; *Iast*, *IIast*, erstes Abdominalsternit, zweites usw.; *pst*, Parasternum; *pl*, Intersegmentale Pleuralplatte; *mp*, Muskelplättchen der Flankenhaut. Vergr. 16 $\frac{1}{2}$ fach.

(Die in der Flankenhaut *ph* befindlichen Bezeichnungen *IIst*—*Vst* müssen *IIsti*—*Vsti* heißen.)

(Vgl. Comstock 1902 Fig. 14.)

Hinter-(Unter-)Kante, Ober- und Unterfläche der Metapophysengabel.

Die Metapleuren, BURMEISTERS Pleura und Parapleura, STRAUSS-DÜRKHEIMS Ischia der Coleopteren (Metapleuron AMANS), nehmen entsprechend dem großen Tergit einen großen, vierseitigen Raum der Körperdecke in Anspruch: Oben durch eine Falte begrenzt, jenseits welcher die weiche, zum Tergit führende Haut das Flügelgelenk trägt, bilden sie die untere Begrenzung der Flügelgelenkhöhle. Die über dem Hüftgelenk entspringenden Apodemzinken *ap* erreichen die Metapophyse nicht, sind aber mit deren Ästen durch einen kräftigen Muskel verbunden. Am oberen Ende ist die Pleuralleiste unter Verflachung der Pleuralfurche als Apophyse alifère AMANS, Pleuralgelenkkopf *pk* gleichfalls an der Bildung des Flügelgelenks beteiligt.

Das vordere Stück der Metapleura (*pl*₁), BURMEISTERS Parapleura, STRAUSS-DÜRKHEIMS unteres, zweites Ischium, das Episternum des Metathorax (KOLBE) (Antemetapleuron AMANS) führt über einen gut begrenzten, in der oberen Hälfte borstenbesetzten, Vorderrand in die mesothorakale Intersegmentalhaut über; der obere Rand ist gleichfalls kurz.

Das hintere Stück der Metapleura (*pl*₂), BURMEISTERS Pleura, STRAUSS-DÜRKHEIMS oberes, erstes Ischium, das Epimeron des Metathorax (KOLBE) (Post-[Meta-]pleuron AMANS) ist ein ziemlich regelmäßig vierseitiger Bezirk und viel breiter als das Episternum: Ein gut begrenzter, an die Pleuralfurche angeschlossener, dreieckiger, mit scharfer Spitze nach unten gerichteter, chitineriger, dunkelgefärbter Bezirk ist von einem gleichfalls dreieckigen, mit der oberen Spitze das Tergit erreichenden, mit der Basis an die Hüfte grenzenden, weichhäutigen zu sondern. Das Epimeron wird in seinem oberen, farblosen Teile weichhäutig. Der chitinisierte Vorderabschnitt dient oben, an die Pleuralleiste angeschlossen, als Stütze des Flügelgelenks; der Hinterabschnitt kann als die zum Abdomen führende hintere Pleuralhaut und Intersegmentalhaut — vgl. mit dem Mesothorax — gedeutet werden.

Die Anheftung der Hinterbeine gleicht der der Mittelbeine; desgleichen die Unterscheidung der Bezirke des oberen Hüftandes. Die Sehnen — pleural und am Vorderwinkel der Präcoxalplatte *ep* — sind an der Basis blattartig breit; zwei solcher Sehnenblättchen, deren laterale einen langen Sehnenfaden trägt, befinden sich am Hinterwinkel der Coxa; der am Grunde der mesothorakalen Präcoxalplatte befindliche Chitinzipfel fehlt hier. Der Seitenrand der Hüfte ist

auffallend fest chitinisiert, nicht allein in der äußeren Hautbekleidung und der Umgebung des Hüftgelenks, sondern auch durch eine weit ins Innere vorspringende Lamelle *cs*; demgegenüber ist der an eine weiche Ventralhaut angrenzende Innenrand viel weniger solid. Es ist augenscheinlich, wie diese abweichenden Verhältnisse der besonderen Mechanik der Sprungbeine entsprechen.

Das Tergit des Metathorax, das Metanotum (Fig. 9 u. 2) ist eine große, regelmäßig vierseitige, hochgewölbte, nach hinten allmählich abflachende Platte mit abgerundeten vorderen Ecken und gerundetem Hinterrand. Die vom Mesotergit abweichenden Verhältnisse sind durch den häutigen Flügel und zumal in den gewölbten Teilen durch eine kräftigere Muskulatur bedingt.

Die kleine präsegmentale Platte *tv* ist flacher, als die des Mesothorax; erst am verbreiterten pleuralen Ende, wo sie sich an den mesotergalen Hinterwinkel anschließt, springt sie infolge einer tiefen, in die intersegmentale Einschnürung fortgesetzten Furche ins Innere vor; sie ist mit ihrer schmalen Basis einer flachen Bucht des tergalen Vorderrandes dort eingelenkt, wo das Deutophragma *ph₂* beginnt. Gegenüber dem Mesothorax anscheinend durch die mächtige Entwicklung des Tergits seitwärts verdrängt, umschließt sie mit dem Präscutum eine weichhäutige Bucht, Golfe antérieure AMANS = vorderes episternales Gelenkfeld, in welcher am Grunde eines kugeligen Hautpolsters ein winziges Chitinstück *ch₁* als nach unten breiter, eingestülpter Zipfel des Integuments dem Ansätze des elften Pleuralmuskels dient; dieses oben spitz ansetzende, mützenförmige Chitinstück hängt mit dem Präscutum durch ein dickes, starkes Ligament zusammen (vgl. III. Teil Textfig. 10, Querschnitt 9 und Fig. 5).

Der flache, präscutale Teil *t₂* (Dépression antédorsale AMANS) schließt sich dem schräg seitlichen Vorderende des Tergits jenseits einer tief gefalteten Leiste an und ist seitlich in einen breiten Vorsprung verlängert.

Der Hauptteil des Tergits, das Metascutum *t + t₂* (Dorsum AMANS), von etwa quadratischem Umriß ist an seinem steil abfallenden Vorderrande und vorderen Seitenrande durch tiefe Falten, denen kräftig chitinisierte Innenleisten entsprechen, begrenzt. Vorn senken sich die langen und spitzen Deutophragmen (*ph₂*) (Antédorsum AMANS) in das Innere; an deren breiter, gemeinsamer Basis setzt die dorsale Intersegmentalhaut an; lateralwärts tritt die Innenleiste zum Flügelgelenk in Beziehung. Die vorn und seitlich aufgewölbten, im Gegensatz zum Mesothorax in der Medianlinie zusammentreffenden

Seitenbuckel sind zu unterscheiden von der dahinter gelegenen, das Mittelfeld seitlich fortsetzenden Seitenpartie *dl*₁ desselben (Dépression postdorsale AMANS). Letztere ist flach mit ziemlich geradem, chitinösem Seitenrande, begrenzt ein von AMANS als Golfe postérieure bezeichnetes hinteres, epimerales Gelenkfeld und springt vorn hinter dem hohen Seitenbuckel in rechtem Winkel vor; dieser Vorsprung umschließt mit dem Präscutum die mittlere, tergale Gelenkbucht *tb*; außerdem tritt der mittlere Seitenrand in Form eines kurzen, plötzlich vorgezogenen Fortsatzes vor. AMANS (1885) S. 62 unten: vgl. die hier prinzipiell übereinstimmenden Verhältnisse bei den übrigen Orthopteren bezüglich der tergalen Seitenrandlinie: Prinzip des zweimal gebrochenen Seitenrandes! Die das flachere, gerundet-dreieckig-ovale Mittelfeld mit Ausnahme einer vorderen, medianen Strecke begrenzende Leiste ist nicht zur Bildung eines seitlichen Hinterwinkels ausgezogen, jedoch als feste, chitinöse Falte, die man nach Kochen in Kalilauge leicht ausbreiten kann, nachdem man die den Hinterrand, besonders nahe der Flügelwurzel verstärkenden, zahlreichen Querbrücken durchtrennt hat; der Hinterrand des Metascutum *cd*, eine innere Leiste (Entodorsum AMANS), bedeutet also gleichfalls die hintere Grenze der Flügelduplikatur. Das dahinter folgende Postscutum *tp* des Metathorax (Postdorsum AMANS) ist im Gegensatz zum Mesothorax gut ausgebildet und groß. Der gerundete chitinöse Hinterrand verbindet sich, wie gesagt, mit dem oberen Hinterwinkel des Epimerons; er trägt die dem fest angeschlossenen, ersten Abdominaltergit angeordneten, lamellösen, gerundeten, breitbasigen und paarigen Tritophragmen (*ph*₃) (Subpostdorsum AMANS), welche einen medianen Raum frei lassen und zu deren Seiten unmittelbar ein kurzer, hinterer Chitinfortsatz der Hinterrandsleiste auf der Fläche des ersten Abdominaltergits den Ansatz eines intersegmentalen Dorsoventralmuskels bezeichnet; ein dem gegenüber nach vorn gerichteter, rundlicher Vorsprung nach innen dient der Einlenkung des plattigen, gerundet nach hinten vorspringenden Hinterwinkels *hw* des seutalen Tergits, der als postsentaler — weil hinter dem Ansatz des Flügels gelegen — (tergaler) Hinterwinkel bezeichnet werde; das also seitlich beschränkte, etwas gewölbte Postscutum wird vorn zarthäutig und bildet, also gelenkig abgesetzt, mit dem ersten Abdominaltergit eine funktionelle Einheit (wie bei Orthopteren allgemein; vgl. AMANS, Abschnitt: Metanotum). Das Postscutum ist demnach keine Vorspanne des ersten Abdominaltergits.

Gryllus campestris zeigt gleichen Bau des Metathorax mit

Ausnahme der Rückbildung des Tritophragma und des Deuterothorax, des letzteren zu einem kleinen Vorsprung; woraus im Zusammenhang mit den meist verkürzten Flügeln allgemein die Abhängigkeit der Phragmen von der Flügelbildung, speziell von der indirekten Flugmuskulatur zu erschen ist.

Die morphologische Stellung des Metathorax von *Gryllus* bezüglich der übrigen Geradflügler ist folgende: Die Forficuliden sind in jeder Beziehung auf einer tiefen Stufe des Endoskeletts stehen geblieben. Noch paarig sitzen die Apophysen getrennt dem Sternit bei *Blatta* und Acridiern (BRUNNER) auf, mit unpaarem Stamm bei *Mantis*, den Locustiden und Grillen; sie verschmelzen nicht mit den Apodemen bei *Locusta viridissima*, *Blatta* und *Gryllus*, während eine feste Verbindung bei *Mantis* (KLEUKER), bei Acridiern (BRUNNER) und vielleicht einigen Locustiden eintritt. Eine unpaare Mesapophyse gibt, entgegen den allgemeinen Angaben KLEUKERS über Locustiden, BRUNNER nur für *Moristus* an. Die Phragmen sind wenig entwickelt bei Forficuliden, Blattiden und *Mantis*. Bei *Locusta* jedoch bestehen mit Ausnahme des gerade einwärts ragenden Tritophragmas den Grillen gleichende Verhältnisse. Die kräftigeren Arten der Blattiden erreichen eine den Locustiden ähnliche Ausbildung des Endoskeletts (BRUNNER), *Gryllotalpa* scheint den Zustand von *Gryllus* mindestens zu erreichen. Nach AMANS ergibt sich eine ziemlich gute Übereinstimmung der Grillen mit den übrigen Geradflüglern; jedoch scheint die Bildung präsegmentaler Chitinteile unterblieben zu sein. *Gryllus* wird in der Ausbildung des Metathorax von den Acridiern und zum Teil auch wohl den Locustiden übertroffen, insofern als die gesteigerte lokomotorische Aufgabe der Hinterbeine zu einer Verwachsung von Apodem und Apophyse führt und die Verbindung der Thorakalsegmente eine innigere ist, indem die bei *Gryllus* weichen Intersegmentalfalten nach Art der Pleuralleisten feste, innen einspringende Falten (adhérence AMANS) bilden, die, besonders stark am hinteren Rande des Epimerons einspringend, den Metathorax vom ersten Abdominalsegment der *Locusta* scharf sondern. Im biologischen Zusammenhang bemerkt man, daß die Acridier freiwilligeren und häufigeren Gebrauch von ihrem Sprungvermögen, manche Arten ohne Beihilfe der Flügel machen, daß die Locustiden und Grylliden sich vorwiegend laufend bzw. schreitend fortbewegen und nur im Notfalle von ihrem bei den Locustiden mit Unterstützung der Flügel immerhin noch beträchtlichen, bei den Grylliden eingeschränkten Sprungvermögen Gebrauch machen; *Gryllus domesticus* springt weniger häufig und gern

als *Gryllus sylvestris* (*Nemobius*) und *Gryllus campestris* und nahe-
stehende Formen sehr kurz und schlecht. *Gryllus domesticus* steht
durch wohlausgebildete Flügel hierbei den Locustiden nahe und der
Fluginstinkt ist noch nicht verloren (vgl. III. Teil, Mechanik); wäh-
rend anderseits die bezüglich der Flügel rückgebildeten Arten der
Locustiden sich ein gutes Sprungvermögen bewahren. Den Aufgaben
der pro- und mesothorakalen Beine entspricht die dort geförderte
endoskeletale Entwicklung. Welcher Umstand zu dem anscheinend
sekundären Zustand des unpaaren Gabelapophysenstammes führte,
ist nicht zu entscheiden. Mit dem unpaaren Gabelapophysenstamm
gleichzeitig ist nur im Mesothorax der *Locusta viridissima* eine
unpaare Apophyse entwickelt. Letztere erweist sich als eine häufig
und bei einfacherer Organisation fehlende, also als sekundär ent-
wickelt aufzufassende Bildung, die später zu betrachtenden mechani-
schen Aufgaben dient (II. Teil) und hier auch mit dem Umstand
zusammentrifft, daß das erste Abdominalsegment einfach gebildet
und extremitätenlos ist. Ob die hierzu für Blattiden gemachten An-
gaben (KLEUKER, BRUNNER) auch für die flugharen Arten gültig sind,
ist zweifelhaft.

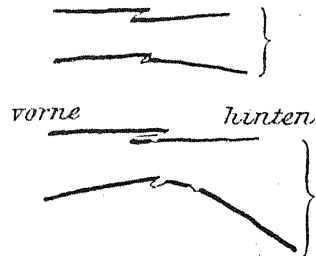
Die Coleopteren schließen sich im Prinzip der Orthopteren-
organisation auffallend an und gestatten gleiche Schlüsse: Phragmen,
Apodeme, Apophysen bieten Analoges; es kommt hinzu eine festere
Verbindung der einzelnen thorakalen Teile, die Ausbildung einer
Chitinkapsel gegenüber den weichhäutigen Grillen; Angaben über
unpaare Apophysen scheinen zu fehlen, was in Anbetracht der Ver-
wachsungsvorgänge der Auffassung entgegenkommt, dieselben dienten
der intersegmentalen, etwa bei der Häutung gleichfalls wichtigen Ver-
bindung. Im Tergit ist eine Sonderung in Präscutum, Scutum und
Postscutum (Metaphragma KOLBE) vollzogen.

Die Übersicht über das Skelett der drei Thorakalsegmente zeigt
also eine gemeinsame Grundlage, die sich im Prothorax nur noch im
sternalen Bezirk, den Apophysen und der Pleurallamelle äußert,
während dessen Flügellosigkeit und vielleicht auch die lockere, vordere
Intersegmentalverbindung zur Ausbildung der Pleuren, bzw. zum
Zerfall der einheitlichen Dorsalplatte keine Veranlassung gab. Die
gemeinsamen Grundzüge der Gestaltung im Mesothorax und Meta-
thorax sind in ersterem durch die Ausbildung der Elytren, Verkürzung
in der Längsrichtung und Fortfall des breiten Analfächers der Flügel,
im Metathorax durch den Anschluß an das Abdomen verändert worden.
Der Umstand, daß das Metatergum in drei Abschnitte zerlegt worden

darf, deren mittlerer, das Scutum, allein dem Flügelansatz dient, während das Präscutum nur geringe, das Postscutum gar keine direkten Beziehungen zum Flügel eingeht, ist für die nachfolgende Betrachtung des Flügelgelenks beachtenswert. Das Metascutum zeigt eine auf den Flügel bezügliche Zweiteilung, welcher, wie zu sehen sein wird, nicht genau, die Zweiteilung der Pleuren entspricht. Nach Betrachtung der Muskulatur wird die Bedeutung der Präsegmentallamelle für die intersegmentale Verbindung und etwa den Flügel, sowie die morphologische Beziehung des Halsschildes zum Flügel zu ersehen sein.

Das Abdomen (Fig. 1 u. 2 und Textfig. 7).

Im Abdominalsegmente sind gleichfalls Tergit, Sternit und — weichhäutige — Pleuren zu unterscheiden. Das erste Hinterleibssegment *Ia*, Segmentum medianum, tritt allgemein bei Insekten in mehr oder weniger enge Verbindung mit dem Metathorax. Bei *Gryllus domesticus* ist das vom abdominalen Typus wenig veränderte Tergit *t* an seinem konvexen Vorderrande mit dem Postscutum eng verbunden; die dem Epimeron des Metathorax eng angeschlossene, weiche, gestreckte Pleurenhaut *plh* trägt ein längliches Stigma *Iasti*, dessen vorderer und hinterer Rand je durch eine feste, kleine Chitinplatte gestützt ist, ein Charakter, der den abdominalen Stigmen überhaupt zukommt. Als schmale, vorgewölbte Hautfalte führt sie über in die frei begrenzte, trapezförmige Sternalplatte *st*, deren kürzerer Vorderrand bei *Gryllus campestris* nur halb so lang ist, als der Hinterrand. In der zum zweiten Abdominaltergit überführenden weiten Intersegmentalhaut befindet sich eine sehr schmale Chitinspange *Ia, tp*. Es liegt kein Grund vor, in ihr ein untergegangenes Segment zu suchen; auch verbietet die ungehindert über sie wegsetzende dorsale Längsmuskulatur vom ersten zum zweiten Abdominaltergit aus Analogie zum Thorax sie als eine präsegmentale Vorspange, d. h. ein Vorsegment des zweiten Segments anzusehen; sie ist eine Neubildung der Intersegmentalhaut und physiologisch verständlich dadurch, daß das Abdomen erst hier beweglich wird, und die erweiterte Intersegmentalhaut eines Schutzes bedarf. Schon hier sei, zusammen mit der Selbständigkeit des metathorakalen Postscutums,



darauf hingewiesen, in welcher Weise es bei erhöhter intersegmentaler Beweglichkeit zu Bildungen von »Vor«-Spangen kommen kann.

Frei begrenzt ist das erste Abdominalsegment der Blattfodeen, verbunden mit ventraler Reduktion; vgl. hiermit die Coleopteren. Die Mantodeen zeigen bei ziemlich freiem Tergit den Übergang zu den übrigen Orthopteren an, bei denen das Tergit mehr oder weniger verschmilzt, Phasmodeen. Die Verwachsung des Sternits, bei Grylliden und Locustodeen nicht vollzogen, ist bei Acriidiern und Phasmodeen eine sehr enge.

Bei Coleopteren erhält sich, wie bei *Gryllus* das Tergit, jedoch geht das Sternit (*Melolontha*) ein oder bildet wie bei Acriidiern das dem Metasternum eingekeilte Stück, KOLBEs Interoxalfortsatz; bei den Coleopteren hat somit die durch die Ausbildung der Hinterflügel eingeleitete ventrale Reduktion den höchsten Grad erreicht in Übereinstimmung mit den allgemeinen Kennzeichen der höheren Organisation.

Die nun folgenden freien Abdominalsegmente gliedern sich in eine regelmäßige, vierseitige tergale (*t*) und in eine ebensolche, querebreite ventrale Platte (*st*). Die Stigmen (*sti*) liegen inmitten der Flankenhaut (*ph*) des Segments, etwas dorsal; ihre Ränder sind vorn von einer schmalen, hinten von einer breiteren Chitinplatte gestützt. Die wulstförmig vortretende Flankenhaut (*ph*), die Pleuren, sind unterhalb der Stigmen durch eine Längsfurche geteilt. In dieser befindliche, außen durch Einsenkungen kenntliche, winzige Chitinplättchen *mp* dienen dem Ansatz von Muskulatur.

Das zweite Abdominalsternit *IIa st* hat jederseits nach vorn ein Schnüerstück (*psst*) abgegeben, welches eine vermittelnde Stellung (vgl. Muskulatur) zum Dorsalbezirk hin einnimmt und morphologisch dem zweiten Abdominalsegment angehört, dessen, dem ersten Sternit daher ähnliches, Sternit eine entsprechende Abschrägung und Rundung des Seitenrandes nach vorn zeigt. Da es, wie gleichfalls die Muskulatur zeigt, nicht als Pleurenbildung aufgefaßt werden kann, sei es Parasternum genannt.

Bei Coleopteren hat die Einbeziehung zum Metathorax eine fast völlige Rückbildung des zweiten Abdominalsternits herbeigeführt (KOLBE, STRAUSS-DÜRKHEIM).

Das dritte Hinterleibssegment hat eine besondere, noch ins zweite Segment hinüberreichende intersegmentale »pleurale« Chitinplatte *pl*, in deren unterer, hinterer Bucht sich das dritte Stigma

befindet. Von dem von LANDOIS 1872 (TÜMPEL 1901) für Grillen angegebenen »Organe« noch »unbekannter Bedeutung« konnte außer dieser Platte nichts entdeckt werden. Da an die Pleuralplatte hier ein — allerdings normaler — Muskel ansetzt, ist es nicht unwahrscheinlich, daß sie gemeint sei. Sie befindet sich bei *Gryllus* an einer Stelle, vor welcher der Querschnitt des bauchig seitlich vortretenden Hinterleibs gegen den Thorax hin abnimmt, eine Stelle, welche vorn seitlich vortretend der Reibung an den Hinterschenkeln ausgesetzt ist, und welcher innen der Beginn der großen Keimdrüsen entspricht; die Platte ist demnach eine einfache, physiologisch erklärliche Reaktionserscheinung, eine Verstärkung der weichen Haut.

Das vierte Abdominalsegment ist völlig normal.

Hiermit sei die Übersicht über das Chitinskelett von *Gryllus* nebst seiner mechanischen Bedeutung, wie sie zur Kenntnis der Muskulatur vorausgesetzt werden muß und zur Beurteilung der oben angedeuteten, morphologischen Fragen später nötig ist, abgeschlossen.

B. Der Flügel und seine Gelenke.

Im **Metathorax** (Fig. 3, 4, 9 usw., vgl. mit Fig. 1, 2).

Dem zwischen Tergit und den Pleuren befindlichen, weichhäutigen Bezirke sind die Flügel eingelenkt, einer Stelle, in welcher die tergale und pleurale Chitindecke in ihrem Zusammentreffen zahlreiche Gelenkstücke bilden; zu diesen treten die Ränder des Tergits und der Pleuren in bestimmte Beziehung. Der metathorakale Flügel bilde den Ausgangspunkt der Untersuchung.

Bereits die Betrachtung des Segments ergab eine Reduktion des Mesothorax gegenüber dem Metathorax. Die Homologie des Flügelgeäders auf Grund der Forschung REDTENBACHERS (1886) hatte zur Auffassung geführt, daß in den Elytren der Orthopteren der Anal-fächer nicht zur Ausbildung gelangt ist; die Untersuchungen KOLBES (1901) an den Elytren der Coleopteren bezweckten die Skulpturverhältnisse derselben auf ein ursprüngliches Geäder zurückzuführen; die entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen KRÜGERS (1898) an Coleopteren haben erwiesen, daß die Elytren sich tatsächlich nach Art der häutigen Flügel entwickeln, dann aber eine sekundäre Rückbildung erfahren; eigne Untersuchungen an Schnittserien durch verschiedene Stadien der *Forficula auricularia* haben gleiches für die Ohrwürmer nachgewiesen. Es ist daher im metathorakalen Flügelgelenk ein primäres Verhalten zu erwarten; die auf einen größeren Raum verteilten

Gelenkstücke geben eine bessere Übersicht; primäre Verhältnisse mögen sich jedoch im Mesothorax insofern erhalten haben, als z. B. die Abgliederung der hinteren Tergalgelenkplatte (a_3 , Fig. 11) vom Tergit auf einer gewissen, die Zugehörigkeit beider Teile deutlich vor Augen führenden Stufe stehen blieb.

a. Allgemeine Übersicht.

Die Übersicht über die metathorakalen Gelenkteile bei ausgebreitetem Flügel zeigt, von oben und unten gesehen, folgendes:

Der als Duplikatur auftretende Flügel geht unter Auseinanderweichen der beiden Lamellen in die einfache pleurale, bzw. tergale Körperdecke über; die Gelenkbildungen, welche ihn mit dem Tergit verbinden, und zwar mit dem Scutum desselben, sind auf einen (oben) polsterartig gewölbten Bezirk verteilt, die Gelenke, welche ihn mit den zweiteiligen Pleuren verbinden, sind auf der Unterseite in der Flügelgelenkhöhle (= creux de l'aisselle AMANS) = der gesamte unter dem Flügelansatz befindliche Raum des oberen Pleurenrandes, zu suchen (vgl. Fig. 3 bzw. 4); außerdem geht die Flügelbasis selbst in Gelenkbildungen über. Alle diese Gelenkstücke sind demnach einzuteilen in solche, welche als Duplikaturen auftreten und als eigentliche Flügelgelenkstücke von beiden Seiten, ober- wie unterseits sichtbar sind — und solche, welche als Thorakalgelenkstücke als einfache Platten erscheinen und als Tergalgelenkplatten (a_{1-3}) den Übergang zum Tergit, als Pleuralgelenkplatten (ep und p_{1-2}) den Übergang zu den Pleuren vermitteln; zwischen beiden letzteren also verläuft die Ansatzlinie des Flügels.

Der Flügel zerfällt in drei Regionen:

1) Den schmalen, mit kräftigen z. T. verästelten Adern versehenen, vorderen Teil, das Costalfeld (l_1) (versant antérieur AMANS), welches unvermittelt am Thorax im golfe antérieur, vorderes Gelenkfeld(-bucht), AMANS, ansetzt und mit den beiden vordersten Konvexadern *I* und *III* das Costalgelenk (cg) bildet, und welches durch indirekt wirkende Muskulatur bewegt wird;

2) jenseits einer tiefen konkaven Falte (dépression submédiane AMANS) folgt der durch die regelmäßig strahlige Anordnung der (Falten) Adern und durch die fächerartige Faltbarkeit gekennzeichnete, bei mäßiger Spannung bauschig nach oben vortretende Analfächer (l_2) (Versant postérieur AMANS), welchem die Analgelenkstücke im golfe postérieur, hinteres Gelenkfeld(-bucht) (AMANS) angehören; letztere erweisen sich als konstante, chitinige Faltenbezirke, in welchen die Aderung des Flügels erlischt; insbesondere der tief in die weiche

Haut eingesenkte Hinterwinkel der hinteren Analgelenkplatte (a_2) ist als Analgelenkkopf ak besonders zu beachten. Das ganze Analgelenk wird durch mehr oder weniger direkt wirkende Muskulatur bewegt. In der Anheftung der beiden Flügelabschnitte zeigt sich also derselbe prinzipielle Unterschied, auf welchen SAUSSURE (1868) bei den Blattiden bereits hingewiesen hat, und auf welchen bei der Betrachtung der Flügelmechanik zurückzukommen sein wird.

3) Wiederum anders verhält sich die dritte Region, der Analappen, welcher gelenklos am Thorax ansetzt, rein passiv bewegt wird, und von dem daher mechanisch abzusehen ist.

An der Übergangsstelle des Vorderrandes des Flügels in das Tergit und die Intersegmentalhaut befinden sich zwei weiche, hoch aufgewölbte Hautpolster. Die Bezugnahme der Flügelteile auf die zweiteilige Pleura ergibt, daß die vordere Region, das Costalfeld, dem Episternum, der Analfächer dem Epimeron angehört, daß die Pleuralfurche und -Leiste (entopleuron AMANS) also mit der Längsfalte des Flügels zusammentrifft; es sind daher episternale Gelenkstücke der Pleura (ep) von den epimeralen Gelenkstücken der Pleuren (p) — bei letzteren ein vorderes und ein hinteres — zu unterscheiden. Eine solche Sonderung kommt im Tergit nicht sofort zum topographisch deutlichen Ausdruck. Von den hier sichtbaren vier Gelenkstücken bezieht sich die vordere Tergalplatte (a_1) (vgl. episternal) auf das Costalgelenk, die hintere Tergalplatte (a_3) (vgl. epimeral bezogen) auf das Analgelenk. Eine größere, die mittlere Tergalplatte (a_2) ist das wichtigste dieser Stücke; sie schließt sich flügelwärts an ein viertes Stück an, welches sich durch seine zentrale Stellung inmitten aller genannten Gelenkbildungen auszeichnet und die Verbindung derselben in jeder Beziehung vermittelt. Dieses Mittelgelenkstück b_1 , das Hauptgelenk des Flügels, nimmt auch durch seinen Bau eine besondere Stellung ein: Es ist keine einfache Platte, sondern ein kompliziertes, aus dem Zusammenschluß pleuraler und tergaler Körperwand entstandenes, sehr festes Chitinstück, welches nicht nur tergal, sondern auch pleural sichtbar wird und zwar dort, wo die verflachte Pleuralfurche sowohl auf das Costalgelenk (cg), wie auf das Analgelenk (d_2) Bezug nimmt und sich als Pleuralgelenkkopf (pk) mit ihm gelenkig verbindet; dies geschieht innerhalb einer besonders tiefen Einsenkung der Achselhöhle, welche wegen ihrer Stellung zu den übrigen Teilen des Gelenks, wegen ihrer mechanischen Bedeutung und wegen ihrer Begrenzung durch das Mittelgelenkstück als Mittelgelenkhöhle (ml) bezeichnet

sei. Es ist also durch dieses Gelenkstück gelenkig verbunden: Der tergalbezirk mit dem zweiteilig pleuralen; der letztere wiederum einerseits mit dem Costalgelenk, andererseits mit dem Analfächer und dem Analgelenk. Mittlere Tergalplatte, Mittelgelenk, Pleuralgelenkkopf, Pleuralleiste trennen als mittlere Bezirke demnach einen vorderen, episternal bezogenen (den golfe antérieur AMANS), von einem hinteren, epimeral bezogenen (golfe postérieur AMANS) und nehmen auf beide zugleich Bezug (vgl. Mechanik).

b. Einzelheiten.

Bei der Betrachtung der einzelnen Gelenkteile soll nun so vorgegangen werden, daß, nach Erkenntnis der Beziehungen des pleuralen Oberrandes zum Gelenke, vom freien Flügel aus begonnen, der Gelenkbezirk und die Beziehungen des Tergits zu demselben in obiger Anordnung besprochen wird, worauf durch die Beschreibung des Mittelgelenkstückes der allgemeine Zusammenhang erklärlich wird.

1. Pleuralgelenkplatten.

Episternalgelenkplatte. Das Episternum (p_1). Der oberste Abschnitt desselben verliert seine Einheitlichkeit dadurch, daß eine von oben und vorn schräg nach unten und hinten verlaufende Linie eine feste Episternalgelenkplatte (osselet oder appareil de pronation = osselet subantérieur AMANS, wohl hypopteron AUDOUINS) von dem nachgiebigeren oberen Teile des Episternums abtrennt (Fig. 5, Taf. XV *ep*). Infolgedessen ist der eingebuchtete, kräftig chitinöse oberste Teil des episternalen Vorderrandes als lange Vorderecke spitz ausgezogen und das also bestimmte Oberende des Episternums in der Richtung auf das Tergit und die vordere Tergalplatte einwärts umgebogen; das Hinterende des episternalen Oberrandes ist gleichfalls chitinös verstärkt.

Die unregelmäßig trapezförmige Episternalgelenkplatte (*ep*) ist in einer von der oberen Vorderecke zur unteren Hinterecke verlaufenden Wölbungslinie so umgebogen, daß der vordere, dem Vorderwinkel des Episternums angeschlossene Teil gleichfalls nach einwärts gebogen erscheint. Eine dem Wölbungsscheitel entgegengesetzt verlaufende, geknickte Chitinleiste zerlegt die Gelenkplatte in eine untere und eine obere Hälfte: Der Hinterrand der dreieckigen, unteren Hälfte grenzt an eine chitinöse Fläche an, welche die Pleuralleiste in den Bereich des Episternum vorschiebt; der dazwischen befindliche, die Artikulationsfreiheit ermöglichende Raum kann als fente

antépleurale — vgl. nach AMANS bei Dipteren und Hemipteren — gedeutet werden. Die obere dreieckige Hälfte ist am eingebuchteten Vorderrande und im spitz ausgezogenen oberen Vorderwinkel, pivot mobile antérieur AMANS, welcher gegen das Costalgelenk artikuliert, chitinos verstärkt, der Hinterwinkel lenkt gleichfalls gegen das Pleuralgelenk ein.

Die Beweglichkeit der Episternalgelenkplatte ist keine erhebliche; sie erfordert eine größere Muskelkraft als sonstige Gelenkteile.

Das Pleuralgelenk: Der Vorderwinkel des oben völlig weichhäutigen Epimeron tritt im Zusammenhang mit der Pleuralleiste lp zum Mittelgelenkstück (b_1) in Beziehung. Die Pleuralleiste (Entopleuron AMANS) ist im Hintergrunde der zur Mittelgelenkhöhle (mh) Cavité articulaire AMANS hin verbreiterten Pleuralfurche zu einem kräftigen Chitinstück umgebildet, dem Pleuralgelenkkopf (pk) (apophyse alifère oder auch pivot fixe oder médian AMANS). Derselbe verlängert sich sehr spitz nach hinten, wobei sich die gerade, seicht ausgehöhlte Oberkante eng an das Mittelgelenkstück anschließt; er wird dabei von einer vorgelagerten Hautfalte zum Teil nach außen verdeckt, welche das Epimeron mit dem hinteren Teil des Mittelgelenkstückes verbindet (vgl. Fig. 4 und 5, Taf. XV).

Epimeralgelenkplatten (vgl. bes. Fig. 4). Das Epimeron (pl_2). Die den faltig abgesetzten Oberrand des Epimeron begleitenden Epimeralgelenkstücke (p_1 und p_2) liegen völlig frei in der weichen Gelenkhaut der Achselhöhle. Die dem Ansatz des sechsten Pleuralmuskels pm_6 dienende vordere Epimeralgelenkplatte (p_1) ist ein langes, schmales, in der vertieften Pleuralhaut eingesenktes Chitinstück; sie springt nach innen weit vor in beiderseits über die äußerlich sichtbare Grenze verlängerter Endstrecke. Am vorderen Oberrande tritt sie an das Mittelgelenkstück heran, mit dem sie durch ein kräftiges Ligament verbunden ist (vgl. Querschnitt 6, Textfig. 7, III. Teil); ihr Hinterende befindet sich in der Nachbarschaft des Analgelenks (vgl. Taf. XV, Fig. 4, 10b, p_1). Mechanisch ist die durch ihren Muskel herabziehbare Platte von Bedeutung für das Mittelgelenkstück.

Das hintere Epimeralgelenkstück befindet sich am Grunde des Analgelenks; es ist ein kleines, tief eingesenktes, ovales Plättchen und dient dem Ansatz des siebenten Pleuralmuskels, durch welchen herabgezogen, es für die Beweglichkeit des Analgelenks von Bedeutung wird (Fig. 4 auf Taf. XV und Fig. 8 p_2). Die morphologische Auffassung der beiden Gelenkstücke vgl. Abschn. G, d im II. Teil.

Im Gegensatz zum episternalen Bezirk ist dieser epimerale Gelenkbezirk, der auf den Analfächer des Flügels bezogene Teil der Achselhöhle, ein sehr beweglicher und faltenreicher. Die Falte, in welcher sich der Flügel auf- und abwärts bewegt, verläuft in, bzw. unter den Epimeralgelenkstücken, alsdann am Unterrande des Mittalgelenkstückes durch die Mittalgelenkhöhle oberhalb des Pleuralgelenkkopfes und oberhalb der Episternalgelenkplatte unter dem Costalgelenk; letzteres vermag in der Ruhelage des gefalteten Flügels in den weichhäutigen Bezirk einzutreten, welcher sich zwischen Episternalgelenkplatte und dem Pleuralgelenkkopf befindet (vgl. hierzu Fig. 4). Weiteres wird die Mechanik des Flügels zeigen.

Hinter diesen Gelenken setzt der Anallappen an.

2. Der Flügel (Fig. 3 und 6).

Der Hinterflügel von *Gryllus domesticus* gleicht dem von *Gryllus campestris*; für letztere, sowie für *Oecanthus* ist er durch REDTENBACHER (1886) bekannt geworden; außerdem geben SAUSSURE (1876/78) und COMSTOCK (1898/99) zahlreiche Abbildungen. Es sei hier die seit REDTENBACHER üblich gewordene Aderbenennung angewandt.

Man hat bisher den Flügel in fünf Hauptfelder eingeteilt und nach den Adern ein Costalfeld (Präcostalfeld), ein Radialfeld, ein Medialfeld, ein Cubitalfeld und ein variables Analfeld unterschieden. Da es von morphologischer und mechanischer Bedeutung nicht nur für Orthopteren, sondern ganz allgemein für sämtliche »abgeleiteten« Insektentypen ist, die vier ersten Felder als eine Einheit dem Analfeld, Analfächer, gegenüberzustellen — wie es bisher in vorliegenden Ausführungen bereits angenommen ist — und da die Costalader von großer mechanischer Bedeutung für den ersten Flügelabschnitt und auch hauptsächlich an der Bildung des Gelenks beteiligt ist, so seien die genannten vier ersten Felder als Costalfeld, Vorderfeld, Schulterfeld, im weiteren Sinne zusammengefaßt; diese Auffassung findet sich auch bei SAUSSURE (1868). Es sei demnach von einem — nicht immer vorhandenen — Präcostalfelde, dem Costalfelde im weiteren Sinne, dem Analfelde, bei *Gryllus* als Analfächer besser bezeichnet, und dem Anallappen die Rede.

Costalfeld.

Das Costalfeld in weiterem Sinne (\mathcal{H}_1), SAUSSURES humeraler Abschnitt des Blattidenflügels (versant antérieur AMANS), entspricht dem Gebiete der Adern I (Radius) bis VIII, der sog. ersten konkaven

Analader (ihrer Lage nach), (vgl. die Adern *II*, *IV*, *VI* — subcubital); es wird hinten durch eine mechanisch bedeutsame und morphologisch gleichfalls charakteristische, tiefe, konkave Falte begrenzt, hinter welcher die erste Konvexader des Analfeldes folgt (hierzu vgl. Fig. 3 und 6). Die Beschreibung REDTENBACHERS (S. 177) gilt auch für *Gryllus domesticus*: Die Costalader *I* bildet als erste Konvexader eine kräftige Vorderrandsrippe, den Vorderrand des Flügels überhaupt; sie wird distalwärts sehr dünn. Die sehr dünne Subcosta *II* ist basal ausgelöscht. Die sehr kräftige Radialader *III* (alias Brachialader) ist an ihrem unteren Ende mit der Costalader zum Costalgelenkstück verschmolzen; mit letzterer, sowie mit der folgenden Medianader *V* (vielleicht gleich der alopleuralen nervure subantérieure AMANS), ist sie distalwärts hornig verbunden; es ist der unter dem Deckflügel außen vortretende, daher schutzbedürftige Teil. SAUSSURE nennt dies Gebiet den vorderen Teil des Humeralfeldes; letzteres mit einem, bei Blattiden nach vorn Zweigadern abgebenden, Hauptnerven. Das Gebiet der dünnen, aber kräftigen, dreiästigen Medianader *V* (konvex) stützt bei reichlicher Queraderung die Flügelspitze; es umfaßt die aire vitrée SAUSSURES als Glasfeldader. Die unmittelbar folgende, tiefe konkave Falte entspricht der einfachen, zarten, basalwärts ausgelöschten Submediana *VI*. Diese Ader, sowie besonders die folgende *VII*, die nach hinten Äste abgebende Discoidalader der Blattiden, entsprechen SAUSSURES hinterem Humeralfeld. Die beiden Äste der konvexen Cubitalader *VII* (wohl alodorsale = konvexe? die nervure médiane bei AMANS) sind auch hier — vgl. SAUSSURES bande anale — distalwärts zu einem hornigen, reichlich quergeaderten Chitinstreifen verbunden. Die nun folgende konkave Subcubitalis *VIII*, nervure submédiane AMANS', als alopleural, wohl gleich konkav bedeutend, erste konkave Analader REDTENBACHERS, sog. Teilader, nervure divisante SAUSSURES, ist basalwärts ausgelöscht, bildet aber die erwähnte, wichtige, bei ausgebreitetem Flügel sehr tief konkave bis ins Gelenk hinein zu verfolgende Gelenkfalte der beiden Flügelfelder, die dépression submédiane (AMANS), auf welche das mechanisch so bedeutsame diôdre basilaire (AMANS) Bezug nimmt. Die *V*. und *VII*. Ader sind an ihrem basalen Ende ausgelöscht: Die wurzelwärts bogig gegen die Radialader vortretende und mit dem Vorderast der Cubitalader *VII* verbundene Medianader umschließt mit dem hinteren Ast derselben ein verhorntes, gewölbtes Feld, welches den Raum zwischen Radialis und dem Analfächer ausfüllt, und gegen welches die konkave Falte der *VI*. Ader gelenkig ausläuft; zwischen diesem kubitalen

Hornfelde und dem Gelenkbezirke anderseits bleibt also die Basis des Costalfeldes ein mehr oder weniger chitinisiertes, häutiges, freies Feld, Costalwurzelfeld (*cw*), in welchem die zwischen dem kubitale Hornfelde und dem verdickten Basalende der *I.* konvexen Analader enge Flügelfalte an den Hinterrand des Costalgelenks verläuft. Hieraus wird ersichtlich, warum die *VIII.* Ader-Konkavfalte nicht, wie aus REDTENBACHERS Abbildungen (Fig. 22, Taf. XI) annehmbar sein könnte, in der *VI.* konkaven Aderfalte verläuft, sondern dem von SAUSSURE und auch von REDTENBACHER für die Blattiden angegebenen Verhalten entspricht (vgl. bes. die Elytren). Von einer deutlichen Verbindungsader zwischen der ersten konvexen Analader und der Kubitalader (REDTENBACHER, Fig. 22) ist bei *Gryllus domesticus* nichts zu sehen. Die Aderhomologien mit den Angaben AMANS sind in Anbetracht der beiden voneinander abweichenden Abbildungen (1884, Fig. 2 und 1885, Taf. III, Fig. 1) sowie der Unvollständigkeit der Figur 1 bezüglich der Flügelfläche mit einiger Sicherheit nur auf die *VII.* und *VIII.* Ader zutreffend. Die Identifizierung der nervure antérieure, pro- und subantérieure habe ich daher unterlassen. Das Feld von der nervure proantérieure bis einschl. der nervure subantérieure mag dem Gebiete *I* bis *III* entsprechen; die *V.* und *VII.* Adern mögen auch bei den übrigen Orthopteren basal ausgelöscht sein.

Costalgelenk.

Das Costalgelenk (*cg*) (vgl. Fig. 3, 7, 4) entsteht durch Verschmelzung und starke Verhornung der basalen Radialader und besonders der Costalader; auf der Oberseite weichen die beiden Adern basalwärts auseinander: Die Costalader *I* endet, an Stärke schnell abnehmend und dabei immer weniger oben vortretend, in nach hinten umgebogenem Bogen; von ihr durch eine weite Einsenkung getrennt, endet dahinter die vorn steil abfallende Radialader *III* in erhaben gerundetem Vorsprung. Dieser Oberseite des Costalgelenks entspricht eine unregelmäßig gerundete, zum größten Teil der Costalader angehörige Unterkante, welche unterseits stark vorspringt (vgl. Fig. 4). An der flachen Vorderseite setzt sich die Duplikatur als weiche Hautfalte in die Hautpolster vor dem Gelenke fort. Unter Auseinanderweichen der beiden Lamellen des Flügels gehen die beiden Adern, bisher noch als geschlossene Rohre voneinander getrennt, durch Fortfall der trennenden Scheidewand in einen gemeinsamen Raum über; an der Basis sind jedoch die beiden Lamellen durch eine sehr feste Chitinbrücke *br* zueinander verfestigt, welcher unterseits ein besonderer

Vorsprung am Costalgelenk entspricht. Das Costalgelenk ist hinten an das Mittelgelenkstück angeschlossen: unterseits durch eine weiche, geräumige Hautfalte, welche in die Mittelgelenkhöhle überleitet; oberseits geht das Costalgelenk unvermittelt in das Mittelgelenkstück über, — eine feste elastisch-chitinöse Ansatzlinie, in welcher die Spannungsverhältnisse der Ausbreitung des Flügels entgegenwirken und die Ruhelage, d. h. den Eintritt des Costalgelenks in die Mittelgelenkhöhle, herbeizuführen bestrebt sind. In diese bald konvexe, bald konkave Gelenklinie läuft sowohl die konkave Flügelfalte der *VIII.* Ader, als auch die konvexe Vorderrandsfalte des Analfeldes ein.

Analfächer.

Der zweite Abschnitt des Flügels, der Analfächer (f_2), das Analfeld, oder das Axillarfeld SAUSSURES, ist mit dem thorakalen Gelenkbezirk durch die als Duplikaturen kenntlichen Flügelgelenkplatten verbunden. Er erstreckt sich von der ersten konvexen Analader, *IX.* (Axillaris), welche in einer hohen konvexen Falte den Beginn des Analfächers ausdrückt, an, über den Raum von weiteren zehn konvexen, regelmäßig mit dünnen konkaven Adern abwechselnden und mit diesen durch weitläufige, dünne Queraderung verbundenen Fächerstrahlen. Die *IX.* Ader, die erste konvexe Analader, alodorsale nervure postérieure (AMANS), ist eine kräftige, an ihrer Basis verbreiterte und dann nach hinten umgebogene Ader; mit ihren beiden folgenden konvexen Nebenästen IX_1 , IX_2 , nimmt sie ein wenig faltbares Feld ein, hinter welchem eine tiefe, gegen die Basis der ersten Analis auslaufende, konkave Falte (*X.* Ader) folgt. Die zweiten bis fünften konvexen Strahlen des Analfächers erscheinen deutlich als Äste der ersten *XI.* Ader (XI_1), deren Basalende parallel der ersten Analis (*IX.*) nach hinten umbiegt. Die hintere Begrenzung des Analfächers liegt in einer — wie die Betrachtung des Flügelsaumes zeigt — ihrer Natur nach konvexen, jedoch eine tiefe Konkavfalte bedingenden Ader *XIII* (vgl. REDTENBACHER); dieselbe bildet zudem den Hinterrand der Analgelenkplatte d_2 und den eingesenkten Analgelenkkopf *ak* selbst. Als zunächst kräftige, ziemlich breite Ader verbindet sie sich distal mittels verbreiterten Chitinbezirks mit dem zehnten Aste der *XI.* Ader und der ersten Ader des Anallappens (vgl. Fig. 6) und erscheint darüber hinaus in ihrer distalen Hälfte als dünner, konvexer Strahl, hinter welchem die konkave Falte als hintere Grenze des Analfächers verläuft. Von der Basis dieser Analgelenksader *XIII* aus wird die Grenze des Analfächers bestimmt: Gelenkwärts durch

eine breite, kräftige, hornige Querverbindung (*v*), »Verbindungssteg« gleichbedeutend mit der arcade postérieure oder terminale (AMANS) der übrigen Orthopteren, der arcade axillaire bei Blattiden (SAUSSURE), welche die Fächerstrahlen *XI* 6--9 entsendet und nach vorn, zwar schmaler, mit dem verbreiterten Basalende der *IX.* und *XI.* Ader — hier wiederum selbst verbreitert — in einer konvexen Scharnier-Gelenklinie zusammentrifft (vgl. bes. Fig. 6). Diese letztere ist ein Teil der vom zehnten Strahl der elften Analader (*XI*₁₀) bedingten, vor der *XIII.* Ader verlaufenden, konvexen Hinterrandsfalte des Analfeldes, welche an dem mittleren Erweiterungsbezirke der *XIII.* Ader nach vorn ausbiegend mit dem Verbindungssteg und der proximalen Hälfte der Analgelenksader *XIII* ein hinteres zarthäutiges »Hautfeld« *sp* umschließt; sie vereinigt sich mit der uns als konvexe Vorder-randsfalte *IX* des Analfächers bekannten, in das Costalgelenk einlaufenden Falte an der Stelle ihres Zusammentreffens mit der *IX.* Ader. Die im »Hautfeld« ausgelöschten 7. bis 9. *XI* Fächerstrahlen gehen an ihrer Basis nach vorn gerichtete Querverbindungen untereinander bzw. mit dem sechsten *XI.* Strahl ein. Es ist somit der Analfächer in einen, mittels eines Scharniergelenks — in angegebener Konvexlinie — zusammenschlagbaren, festen Chitinbügel gespannt, und die Dreiteilung des Analfächers durch die konkave *X.* Falte und die konvexe Hinterrandsfalte in zwei umgefaltet nach unten umschlagbare Bezirke — Gebiet der *IX.* Ader und Raum des »Hautfeldes« — und einen diesen angepaßt faltbaren Fächerteil erscheint mechanisch begründet.

Im gelenklosen Anallappen ist die Aderung basalwärts ausgelöscht; von der ersten konvexen, noch kräftigen *XV.* Ader ab nimmt die Regelmäßigkeit und Schärfe der nunmehr unregelmäßig netzigen Aderung ab.

Das Analgelenk (vgl. Fig. 3, 4, 6 Lagebilder;
in einzelnen Fig. 8).

Die aus mehrfachen Chitinplatten zusammengesetzte faltige Wurzel des Analfächers (*aw*) grenzt in der durch die vereinigte *IX.* und *XIII.* konvexe Falte gebildeten, unpaaren basalen Konvexfalte an die häutige Basis des Costalfeldes, das Costalwurzelfeld (*ew*); hier schließt sich die eine Seite eines fast dreiseitigen Plättchens an, welches (*c*₁) »Vermittlungsplatte« genannt sei, da es im mittelbaren Anschluß an das Mittelgelenkstück (*b*₁) zwischen Costalfeldwurzel und Analfächerwurzel vermittelt: mediallyseitig grenzt es an die vordere

Analgelenkplatte d_1 ; hinten schließt sich eine zweite, etwa dreieckige Platte (c_2), osselet terminal AMANS, an, welche einen vorderen Bezirk der im übrigen — abgesehen vom Analgelenkstück d_2 — glashäutigen Analfächerwurzel (aw) einnimmt; sie sei als Analwurzelplatte (c_2) bezeichnet.

Die eigentliche Analgelenkplatte endlich vollzieht die Verbindung der Analfächerwurzel mit dem Thorax und erstreckt sich als unregelmäßige, zweiteilige Platte von der »konvexen Flügelfalte« an bis zur XIII. Ader. Dieser Analgelenkplatte ist insofern eine besondere Stellung deskriptiv einzuräumen, als sie sich dem Thorax fest anschließt, und der an ihrem annähernd geradlinigen Seitenrande ansetzende Flügel nach Bruch der Costalader und Radialader am Costalgelenk leicht abzutrennen ist. Von den beiden Teilen ist die einfache, vordere Analgelenkplatte (d_1), deren obere Lamelle chitinisiert ist, deren untere Lamelle feinhäutig bleibt, ein längliches, gerundet unregelmäßig-dreieckiges Stück, eine oben konkav vertiefte, unten daher (Fig. 4 d_1) gewölbt vortretende Platte, annähernd ein sphärisches Dreieck, mit kurzem, zur konvexen Flügelfalte aufgebogenen Vorderrande und spitzem Hinterwinkel; sie grenzt mit der vorderen Strecke ihres Innenrandes in festem, aber nicht unbeweglichem Anschluß an das Mittelgelenkstück, pleuralseitig an die Vermittlungsplatte (c_1) der Analfächerwurzel. Am Hinterwinkel und der hinteren Strecke des Innenrandes, in welchem die Duplikatur der Platte durch Auseinandertreten der Lamellen zur tergalen bzw. zur zarten, pleuralen Haut aufhört, verbindet sie sich gelenkhäutig mit der hinteren Analgelenkplatte (d_2).

Letztere ist äußerst frei beweglich in die weiche Faltenhaut des Thorax eingesenkt und tritt, abgesehen vom Vorderende, nur noch hinten zum Tergit in Beziehung; sie ist kräftig chitinisiert, vielfach unregelmäßig verbogen, quergewölbt und von etwa trapezischer Gestalt. Der tief herabgebogene, hintere Innenwinkel, das Analgelenk, ist in die Gelenkhaut eingesenkt und ragt ins Körperinnere hinein (vgl. Querschnitt 1, Textfig. 2, III. Teil) und tritt in Beziehung zur hinteren Epimeralplatte (p_2) und deren Muskel (*IIIpm₇*). Eine von ihm ausgehende, gegen den vorderen Seitenrand verlaufende Furche bezeichnet das Aufhören der Flügelduplikatur, indem hier unterseits die Pleuralhaut frei wird, und zudem also ein vorderer, medialwärtiger Abschnitt von einem hinteren, dreieckigen Stücke zur Absonderung gelangt. Ersterer ist demnach eine einfache, rein tergale, daher von der Unterseite unsichtbare Fortsetzung der Analgelenkplatte; er darf

daher Tergalfortsatz (ta) der letzteren (d_2) genannt werden, welcher an der Vorderecke mit dem Mittelgelenkstück (b_1) und der mittleren Tergalgelenkplatte (d_2) beweglich zusammentrifft und deren stark herabgebogener Innenrand vor der Mitte, vor einem scharfen Ausschnitt, einen langen, dem Ansatz des zwölften Pleuralmuskels (pm_{12}) dienenden Sporn (s) trägt. Die vordere Spitze des dreieckigen, stark gewölbten, hinteren Abschnittes der Analgelenkplatte (d_2) trifft mit dem Hinterwinkel der vorderen Analgelenkplatte (d_1) zusammen; den Hinterrand endlich bildet die *XIII.* Ader, zwecks deren Bildung die beiden hier gleichmäßig kräftig chitinierten, im ganzen Bezirk durch zahlreiche Querbrücken verbundenen Lamellen der Chitinplatte, jenseits einer sehr festen Verschmelzungslinie, oberseits gewölbt ausinandertreten.

Gelenkfalten.

In einer dem geraden Seitenrand ziemlich parallelen, konkaven Linie ist ein seitlicher Streifen der Platte $d_1 + d_2$ aufgebogen, und hier setzt der Flügel an. Es zeigt sich nun, daß die die hintere Grenze des Analfächers bedeutende konkave Falte sich in der morphologisch konvexen *XIII.* Ader (REDTENBACHER) fortsetzt und sich weiterhin in der konkaven Seitenrandlinie der hinteren Analgelenkplatte d_2 und in der ganzen konkaven vorderen Analgelenkplatte d_1 fortführen läßt, so daß sie gleichfalls am Zusammentreffen des Costalgelenks mit dem Mittelgelenkstück endet. Außerdem ist mit dem Freiwerden der Pleuralhaut am Analgelenkstück die Ansatzlinie des Flügels gegeben. Die Beweglichkeit der Flügelplatten und des Analgelenks untereinander ist keine erhebliche, jedoch bei der großen Beweglichkeit des Analgelenks im Thorax, sowie durch die eben beschriebene, ziemlich starre konkave Umbiegungsregion genügend um den gefalteten Flügel danach noch über den Rücken umzuschlagen, was durch den Muskel (pm_{12}) bewirkt wird. Die Betrachtung des Analfächergelenks geschah nach den in der Faltung zum Ausdruck kommenden mechanischen Gesichtspunkten. Der Nachweis, inwiefern die Vermittlungsplatte und die medialseitig angeschlossene vordere Analgelenkplatte etwa morphologisch dem Costalfelde im weiteren Sinne angehören, muß — legt man überhaupt Wert darauf — entwicklungsgeschichtlich erbracht werden; man darf jedoch vielleicht in dem hinter der Vermittlungsplatte befindlichen Streifen die ausgelöschte Basis der *IX.* Ader vermuten.

Der Vergleich der ganzen, soeben beschriebenen Analgelenkteile

mit dem von AMANS beschriebenen Verhalten des Hinterflügels der Locustiden zeigt zwar keine prinzipiellen, so doch anatomisch auffallende Unterschiede, welche in einer Konzentration der Analfächerwurzel auf einen engeren Bezirk und basalen Verfestigung der Analfächerstrahlen bei *Locusta* beruhen; es wird am Schluß, nach Besprechung des Elytron, nochmals hierauf eingegangen werden: Die Homologie des Verbindungssteges mit der Arcade terminale und der Platte (c_2), der Analwurzelplatte, mit dem Terminal konnten sicher festgestellt werden; es ist somit wahrscheinlich, daß der Hinterrand des Terminal und des Proterminal der hinteren Analgelenkplatte nebst Wurzel der XIII. Ader, sowie dem Tergalfortsatz *tu* entspricht.

Der Analgelenkbezirk entspricht bei Blattiden (vgl. SAUSSURE) dem *carrée axillaire*; AMANS homologisiert es (S. 53 unten) mit der von ihm beschriebenen *lame carrée* = *pièce quadrilatère* der Orthopteren, was nach Kenntnis der Figur bei SAUSSURE und nach dem beschreibenden Text gemäß dem mechanischen Verhalten des Gelenkstücks (SAUSSURE) (Annales S. 165) nicht angängig sein dürfte (indem ich u. a. die *fossetée laterale* des Metathorax SAUSSURE der *dépression postdorsale* bei AMANS gleichsetze); vgl. Mittelgelenkstück bei *Gryllus*.

3. Tergalgelenkplatten (Fig. 9).

Die drei dem Tergit angeschlossenen und dessen Verbindung mit dem Flügelgelenk herstellenden Tergalplatten sind ringsum frei beweglich, sei es durch dünne weiche, oder durch starke, bewegliche, ligamentöse Häute miteinander und mit den angrenzenden Bezirken verbunden. Die eng aneinander angeschlossene vordere und mittlere Tergalplatte können trotz ihrer gelenkigen Trennung als ursprünglich einheitlich aufgefaßt werden.

Die vordere Tergalplatte (α_1) ist eine quergewölbte, hinten verbreiterte, längliche Platte; sie tritt, vorn jenseits einer Schrägfurche stärker chitiniert und verschmälert, sowie seitlich in der Richtung auf die Episternalgelenkplattenspitze herabgebogen, als Stütze des Costalgelenks unter dasselbe (vgl. Querschnitt 9, III. Teil) und bildet die steil abfallende vordere Grenze des Gelenkbezirks überhaupt; ihr Hinterrand ist dem Vorderrand der mittleren Tergalplatte angepaßt. Die Verbindung des Seitenrandes mit dem Mittelgelenkstück ist eine breite, weiche Haut.

Die vordere Tergalplatte ist für Orthopteren bisher noch nicht beschrieben; sie entspricht aber wahrscheinlich dem *Antésigmoïde* anderer Insekten (AMANS).

Die wichtige mittlere Tergalplatte (a_2) ist ein großes, festes, unregelmäßiges, gewölbtes und trapezoides Chitinstück, deren steil herabgebogener, zweimal bogig geschwungener Innenrand doppelt so groß ist, als der annähernd parallele, geradlinige Seitenrand; die leistenartige Verstärkung der beiden Ränder bildet am besonders kräftigen Innenrande etwa in der Mitte einen breiten, stumpfen Gelenkvorsprung. Infolge der Einbuchtung des langen und sehr schrägen Hinterrandes ist der innere Hinterwinkel in einen langen, kräftigen Sporn ausgezogen, an dessen Grunde die Wölbung der Platte durch eine dem Seitenfortsatz entsprechende Einsenkung unterbrochen ist. Der spitze äußere Hinterwinkel trifft mit der Analgelenkplatte zusammen. Das plötzlich aufgebogene Vorderende ist an dem an die vordere Tergalplatte angeschlossenen Rande eingebuchtet. Der Seitenrand grenzt mit schmaler, ligamentöser Gelenkhaut (vgl. III. Teil, Textfig. 3 bis 8, Querschnittserie) an das Mittelgelenkstück. Die zwischen dem Hinterrand und der Analgelenkplatte d_2 befindliche Faltenhaut vermag in der Ruhelage das Analgelenk ta aufzunehmen (vgl. hierzu Fig. 1 mit 2 im III. Teil, Tafel XXIV).

Die mittlere Tergalplatte entspricht dem an den Thorax angeschlossenen Teil des dorsalen Bezirks der lame carrée = pièce quadrilatère (AMANS), welches letztere im übrigen dem Mittelgelenkstück von *Gryllus* gleichzusetzen ist. Die hierauf bezüglichen, nicht ganz klaren Abbildungen und Beschreibungen AMANS' von Orthopteren lassen vermuten, daß bei den übrigen Orthopteren die mittlere Tergalplatte mit dem Mittelgelenkstück fest verwachsen ist. Bei den übrigen Insekten erst wird sie selbständig frei und wird überall als signoide wiedergefunden.

Die hintere Tergalplatte (a_3) ist ein dreieckiges Chitinstück, dessen Basis sich auf den dem tergalen Seitenrande entspringenden Chitinvorsprung stützt, und dessen scharfe, verschmälerte Spitze über die Gelenkhaut zum vertieften Analgelenkkopf d_2 , ak herabgebogen ist (hierzu sehr deutlich Querschnitt 1, Textfig. 2 im III. Teil).

Die hintere Tergalplatte ist dem dorsoterminal AMANS zu vergleichen; sie tritt demnach, der dépression postdorsale, d. h. dem flachen, hinteren Bezirk dt_1 des Scutum angeschlossen, bei Insekten höherer Organisation auf; jedoch scheint sie, wenn auch nicht ausdrücklich beschrieben, so doch in Tafel III, Fig. 1 (AMANS, Annalen) für Locustiden angedeutet.

Die vordere und mittlere Tergalplatte stützen sich auf das

Präscutum, letztere außerdem auf den vorderen Vorsprung des verflachten paarigen Seitenfeldes des Tergits (dt_1).

4. Gelenkbildungen des Tergits.

Die Beziehungen des Tergits zur mittleren Tergalplatte sind folgende: Die den präscutalen Teil vom Scutum trennende Innenleiste tritt unter Abtrennung eines langen, schmalen Teils des gewölbten Vorder- und Seitenrandes infolge eines schmalen Spaltes ts (fente dorsale AMANS) über die tergale Gelenkbucht frei vor. Dieser kräftige, bogige Tergalhebel (th , Fig. 9) [ähnlich dem angle au dièdre, coude dorsal (tergal) AMANS] tritt über den in die Gelenkbucht (tb) eingreifenden Gelenkvorsprung der mittleren Tergalplatte (a_2), welche von unten, wie beschrieben, gestützt ist; er ist selbst wiederum unter den tergalen Seitenbuckel angedrückt. Der Druck dieses Hebels richtet die Tergalplatte außen-seitlich auf; die Mechanik wird zeigen, wie sich der hiermit gegebene Einfluß auf das Mittelgelenkstück gestaltet.

Die drei tergalen Gelenkplatten kann man ohne weiteres als abgegliederte Stücke des Tergits auffassen, was für die hintere Tergalplatte der Vergleich mit dem Mesothorax zeigt. Die mittlere Tergalplatte scheint aus dem Seitenrande des Tergits geradezu herausgeschnitten zu sein; die vordere Tergalplatte wäre etwa dem Präscutum anzuschließen.

5. Mittelgelenkstück (Fig. 10, vgl. mit Fig. 3 u. 2).

Das bereits oben charakterisierte Mittelgelenkstück (b_1) erscheint in dorsaler Ansicht als länglich vierseitiger, derart gewölbter Chitinbezirk, daß die beiden vorderen Ecken in gleicher Höhe liegen, die äußere Hinterecke aber infolge des zum medialen windschief verlaufenden lateralen Seitenrandes viel tiefer liegt als die innere. Es bezeichnet das Auseinanderweichen der Flügelduplikatur zum pleuralen bzw. zum tergalen Bezirk. Die Abtrennung der vorderen Analgelenkplatte zeigt (Fig. 10b), daß der Seitenrand des Stückes eine, allerdings nicht mehr eng aneinander gelagerte Duplikatur ist; am Vorderrand sind die beiden Lamellen entsprechend dem Übergang in das Costalgelenk bereits voneinander entfernt, ein Übergang, dessen dorsale elastische Kontinuität bereits beschrieben wurde (S. 321). Der Hinterrand des Stückes ist sehr kurz; an der tief herabgebogenen äußeren Hinterecke sind beide Lamellen vereinigt, an einer Stelle $b_2 + a_2$, br , an welcher die, die vordere mit

der hinteren Analgelenkplatte verbindende Gelenkhaut herantritt. Die innere Hinterecke und der an die mittlere Tergalplatte a_2 angeschlossene, leistenartig verstärkte innere Seitenrand der oberen Lamelle gehört allein dem tergalen Bezirk an; der »mediale« entsprechende »Innen«-Rand der unteren Lamelle grenzt an die Pleuralhaut, so daß also beide Lamellen medialwärts weit voneinander entfernt sind. Die derart befreite Pleuralhaut des Stückes geht in die Bildung der Chitinbezirke der Mittelgelenkhöhle m/h (cavité articulaire AMANS) ein. Bevor beide Lamellen endgültig auseinanderweichen, treten sie durch kräftig chitinöse Brücken in Verbindung.

Der Zweck dieser Einrichtung ist der, die Chitinteile der Mittelgelenkhöhle in einer zur dorsalen Fläche unverschiebbaren und gesicherten Lagerung zu erhalten. Es handelt sich besonders um die Sicherung eines doppelten, kräftigen, balkenartigen Chitinstreifens $c-a_2$, der sich in, bzw. hinter, bzw. außen vor der Mittelgelenkhöhle befindet. Die vordere Strecke $c-a$ dieses Balkens verläuft hinten tief im Hintergrund der Zentralköhle und endet hier in einer außen verborgenen Ecke; sie artikuliert als Rollgelenk (ligne de bascule AMANS) in Condylarthrose (AMANS), wie bereits angegeben ist, mit dem verlängerten Pleuralgelenkkopf, mit dem er mittels schmaler Haut eng verbunden ist. Die ununterbrochen angeschlossene hintere Strecke des Pleuralbalkens $a_1, a-a_2$ tritt nach vorn ausbiegend vor das Hinterende der vorderen vor; sie geht in die zum Epimeron führende Haut über, welche, wie bekannt ist, den verborgenen Teil der Mittelgelenkhöhle als Außenwand begrenzt. Der hintere auf das Analgelenk bezügliche Teil des Pleuralbalkens springt daher außen vor und kann, im Gegensatz zum vorigen, dem epimeralen Bezirk zugerechnet werden, wie denn ja auch sein gerundetes Hinterende mit der vorderen Epimeralplatte (p_1) in ligamentöse Verbindung tritt (vgl. III. Teil, Textfig. 8, Querschn. 7: pl/b_1 mit p_1).

Innerer Bau desselben.

Der innere Bau des Mittelgelenkstückes zeigt folgendes: Die Verfestigung des Pleuralbalkens erfolgt einmal dadurch, daß sich die im oberen Rande der Mittelgelenkhöhle nähernden Lamellen enger verbinden, einmal im Costalgelenk (g), dann in der Mitte des Seitenrandes (d) durch eine schwächere, endlich im herabgezogenen, äußeren Hinterwinkel $b_2 + a_2$ durch eine kräftige Querbrücke; dann aber dadurch, daß die pleuralen Balken von der tergalen Lamelle aus mittels zweier frei durch das Innere des Gelenkstückes verlaufender,

sehr kräftiger Chitinpfeiler gestützt werden: Der eine setzt oben am Vorderrande schmal-breit mit erweiterten Ecken *g*, *h* an, bezeichnet hier die vordere Grenze des Mittelgelenkstücks, verläuft gegen das Vorderende des vorderen Balkens *c*; der andre geht von etwa hinter der Mitte der tergalen Decke *f* + *b* aus und ist unten verbreitert am Zusammentreffen der beiden Balken, welche er zugleich stützt. Der pleurale, wie auch tergale Anteil des seitlichen Randes, in welchem also der Flügel frei wird, laufen demnach auch in dem am Analbezirk angrenzenden Teil parallel, was im Gegensatz zum Deckflügel hervorzuheben ist.

Es erweist sich also dieses Mittelgelenkstück infolge seiner Verbindung mit dem Tergit und zugleich infolge engen Anschlusses an das Pleuralgelenk, welches ein starkes Widerlager für dasselbe bedeutet, als ein bedeutungsvolles, in sich unverschiebbares Verbindungsstück des Tergits mit der Flankenhaut, welches nur um die mit dem Zusammentreffen mit dem Pleuralgelenk gegebene Richtung als Längsachse gedreht werden kann und hierin eine von anderen unabhängige Bewegungsmöglichkeit für sich besitzt. Es trennt zwei verschiedenartig bewegte Flügelabschnitte, deren vorderer vor der Mittelgelenkhöhle, deren hinterer hinter derselben eingelenkt ist. Da das Mittelgelenkstück keinerlei Muskulatur Ansatz bietet, ist es ein passiver Teil inmitten bewegter Komplexe, eine Art Sperrvorrichtung. Im übrigen sei auf die unter drei verschiedenen Gesichtswinkeln aufgenommenen Fig. 10 *b* bis *d* und auf das der vorliegenden Betrachtung zugrunde liegende, sich aus der mechanischen Bedeutung erklärende Schema (Fig. 10 *a*) verwiesen. Ein solches Mittelgelenkstück ist für Blattiden (SAUSSURE) nicht beschrieben; es ist jedenfalls in einer Region zu suchen, für welche SAUSSURE (Tafel 11, Fig. 3 Annales, Tom. 10) vier Gelenkstücke *c*, *c'*, *c''*, *c'''*, angibt; neue Untersuchungen hierüber sind erwünscht.

Im übrigen entspricht bei Orthopteren das Mittelgelenkstück dem von AMANS anschaulich beschriebenen pièce quadrilatère oder lame carrée (vgl. auch die übrigen Insekten und der tuberosité postérieure, Libellen z. B.). Nach AMANS ist eine sigmoide (= mittlere Tergalplatte *Gryllus*) bei Orthopteren nicht zur Abtrennung gelangt; dies tritt bei Neuropteren ein, wo sich der ganze dorsale Anteil als sigmoide vom pleuralen Anteil submédian trennt! Bei den übrigen Insekten bleibt, wie bei *Gryllus*, nach Abtrennung des sigmoide wenigstens noch ein an die Flügelbasis grenzender, dorsaler Anteil der

lame carrée, der bei AMANS anscheinend unbenannt geblieben ist, mit dem Pleuralbalken = submédian in Verbindung.

Das Prinzip dieses Gelenkteils findet sich überall wieder.

Im Mesothorax.

a. Allgemeine Übersicht.

Für die Übersicht des mesothorakalen Flügels, des Elytron und seines Gelenks ergeben sich Gesichtspunkte, wie sie gleicherweise für den Metathorax aufgestellt wurden.

Die Duplikatur des dreiteiligen Flügels tritt an der Stelle des Ansatzes am Thorax auseinander. Die Gelenke der Flügelwurzel sind in dem auf das Episternum bezüglichen Costalfelde das Costalgelenk, in dem auf das Epimeron bezüglichen Analfächer ein solides Chitinstück: die als von oben wie von unten sichtbare Duplikaturen bekannten Analwurzelplatten und insbesondere das Analgelenkstück; der kleine Anallappen setzt gelenklos an.

Die einfachen thorakalen Gelenkplatten sind die drei tergalen Platten, die vordere, mittlere und hintere und die pleuralen. Von letzteren weicht die episternale Gelenkverbindung von der metathorakalen erheblich ab, die epimeralen Gelenkstücke sind ein vorderes und noch ein kleines hinteres Gelenkstück. Die Pleuralleiste bildet den gegen das eigentümlich gebaute, nur wenig aus der Mittelgelenkhöhle (cavité articulaire) vortretende Mittelgelenkstück eingelenkten Pleuralgelenkkopf, das Pleuralgelenk, im Grunde einer hier tiefen und anders als im Metathorax gestalteten Mittelgelenkhöhle, welche hinten durch eine besonders unten stark vortretende Kante begrenzt ist (vgl. bes. Fig. 12).

Im übrigen sei auf die allgemeine Darstellung im Metathorax verwiesen; es sollen die einzelnen Gelenkteile in gleicher Reihenfolge in ihrem von denen des Metathorax abweichenden Verhalten beschrieben und sogleich mit jenen verglichen werden, worauf sich allgemeine Vergleichsresultate der beiden Gelenkbezirke aufstellen lassen; die Unterschiede stehen, wie schon jetzt hervorgehoben sei, in engem Zusammenhang damit, daß, — mag auch der Hinterflügel in gewisser Weise bereits eine besondere Entwicklungsrichtung eingeschlagen haben — unter Zugrundelegung gleicher Verhältnisse eine besonders im Analfächer deutliche Reduktion des Deckflügels stattfand, und die Mechanik eine vereinfachte wurde.

b. Einzelheiten.

1. Pleuralgelenkplatten.

Das Episternum (pl_1 , Fig. 13) tritt jenseits des chitinös verstärkten, hinten gerundet vortretenden oberen Randes zum Costalgelenk in Beziehung, einmal durch eine Chitinleiste (l in Fig. 12 u. 13), welche einen kontinuierlichen Übergang des Pleurenrandes in den Vorderrand des Deckflügels bedeutet, während die davor gelegene, im Vergleich mit dem Metathorax breitere Region einen häutig-faltigen Übergang in den Vorderrandslappen des Deckflügels vermittelt; der nach oben gestreckte Hinterwinkel bildet einen in der verflachten Seitenfurche vor, nicht in der Mittelgelenkhöhle (mh) gelegenen Gelenkkopf (ek), auf welchen ein Teil des Costalgelenkkopfes (ek) gestützt scheint. Auch hier also findet nur mit dem Costalgelenk (cg) eine, diesen Teil der Flügelgelenkhöhle — im Gegensatz zum epimeralen — wenig komplizierende Verbindung statt; den chitinösen Oberrand begleitet eine nach innen weit einspringende, dem Ansatz von Muskeln dienende, lamellöse Leiste m (vgl. Fig. 13).

Die ganze Einrichtung entspricht dem appareil de pronation AMANS, und wohl dem hypopteron AUDOINS.

Das Pleuralgelenk: Der kräftige Vorderwinkel des Epimeron beteiligt sich, wie im Metathorax, im Zusammenhang mit der Pleuralleiste an der Bildung des Pleuralgelenkkopfes. Derselbe ist ein kräftiger, gerundet weit nach vorn hin ins Innere gerichteter Vorsprung (pk) (vgl. bes. Fig. 15a u. 14); dadurch erhält die aus der verflachten Pleuralfurche (plf) entwickelte Mittelgelenkhöhle (mh) eine größere Tiefe und entgegengesetzt zum Metathorax eine äußerlich nicht mehr sichtbare Ausdehnung nach vorn (pk , Fig. 14): Der Pleuralgelenkkopf, pivot fixe oder médian AMANS', mit dem Mittelgelenkstück vorn am Unterrande desselben.

Epimeralgelenkplatten. Der Oberrand des auf den Anal-fächer bezüglichen Epimeron (Fig. 12 u. 13) ist infolge der Reduktion des ersteren sehr kurz und durch eine von der vorspringenden Hinterkante der Mittelgelenkhöhle (mh) ausgehende große Falte begrenzt, jenseits welcher, zum Teil schon der intersegmentalen Dorsalhaut regional angehörig, das kräftige Analgelenk ak in die weitfaltige Haut der Flügelgelenkhöhle sehr beweglich eingelenkt ist. In der Gestaltung der kurzen, und — was wichtiger ist — nicht mehr dem pleuralen Seitenrande parallelen, sondern nach innen und rückwärts weisend gedrehten Achselhöhle ergibt sich ein wichtiger Unterschied

vom Metathorax, welcher durch die veränderte Mechanik des Analfeldes begründet ist und auf welchen bei Betrachtung des Mittelgelenkstückes zurückzukommen ist. Von den Gelenkstücken begleitet das vordere, im Gegensatz zum Metathorax kurze, epimerale Gelenkstück p_1 , breit und vertieft ansetzend, innen spitz vorragend, den Oberrand des Epimeron diesseits der großen Falte (vgl. p_1 Fig. 12, 13 18b u. c); es bietet gleichfalls dem kräftigen pm_6 Ansatz.

Das hintere epimerale Gelenkstück (p_2) ist ein kleines, jenseits der großen Falte am Grunde des Analgelenks (d_2 , ah) tief verborgenes, auf den pm_7 Muskel bezügliches Plättchen (vgl. Fig. 16).

Flügelansatzfalte.

Die Falte, in welcher sich der Flügel bewegt, verläuft vom Analgelenkkopf oberhalb der vorderen Epimeralgelenkplatte mitten über das Mittelgelenkstück oberhalb der vorspringenden Hinterkante a der Mittelgelenkhöhle gegen den Oberrand des Episternums. Hinter dem Analgelenk geht der gelenklose Anallappen in den Hinterrand des Scutums über (Fig. 12).

2. Der Deckflügel (hierzu vgl. Fig. 11, 12 u. Textfig. 8).

Der Deckflügel der Grylliden ist bereits für *Oecanthus* und *Gryllus campestris* auf Grund der neuen Nomenklatur durch REDTENBACHER (1886) und COMSTOCK (1898/99), sowie durch SAUSSURE in einer älteren systematischen Bearbeitung der Grylliden für eine Reihe von Arten bekannt geworden. *Gryllus domesticus* zeigt nur unwesentliche Abweichungen im Aderverlauf. Da aber obengenannte Autoren die Ergebnisse der ADOLPHSchen Untersuchungen nur für den Deckflügel von *Oecanthus* bekannt gemacht haben, so sei eine Darstellung der neuen Nomenklatur auch für das Elytron von *Gryllus domesticus* gegeben, zumal die Abbildungen TUMPELS (1901) durch Vermeidung der modernen Bezeichnungsart hier nicht in Betracht kommen können.

Infolge der Rückbildung des Anallappens zerfällt der Deckflügel äußerlich in zwei Hauptabschnitte, — es sei zunächst der Deckflügel des ♂ betrachtet — welche durch eine tiefe Längsfurche beweglich voneinander abgesetzt sind und an der Basis tief getrennt auseinanderweichen.

Costalfeld.

Das in der Ruhelage herabgeschlagene Costalfeld (fl_1) (partie antérieure oder humérale SAUSSURE) (versant antérieure AMANS)

entspricht scheinbar nur dem Gebiete der Adern I—V, die nahe beieinander in der Nähe der Längsfurche verlaufen, so daß im Gegensatz zum Metathorax noch ein aus den Nebenästen der Costa gebildetes Vorderrandsfeld, das Präcostalfeld, zu unterscheiden ist. An Stelle der konkaven VI. Ader verläuft die Furche so, daß die Cubitalader VII gleichsam als Ersatz für die rückwärts biegende IX. Schrillader am Vorderrande des Analfeldes verläuft; da sie jedoch an der Basis, schräg über die verbreiterte Längsfurche querend, auf das Costalfeld übertritt, so gehört sie morphologisch diesem Bezirk an, und die Übereinstimmung mit dem Hinterflügel ist vorhanden: Die Längsfalte und die basale Trennungskluft entspricht in Wahrheit der konkaven VIII. Ader; weiter distal sind durch geschwungene Querverbindungssteg der rückwärts biegenden Schrillader mit der Cubitalader sekundäre Verhältnisse eingetreten.

Analfeld.

Der dorsal über dem Thorax gelagerte (in der Ruhelage) zweite Abschnitt des Flügels (f_2) (partie postérieure oder axillaire SAUSSURE) (versant postérieur AMANS) entspricht genau dem Analfächer der Hinterflügel, wie schon eine oberflächliche Anschauung der bei Dorsalansicht vortretenden Konturen erraten läßt (vgl. Fig. 3 mit 11).

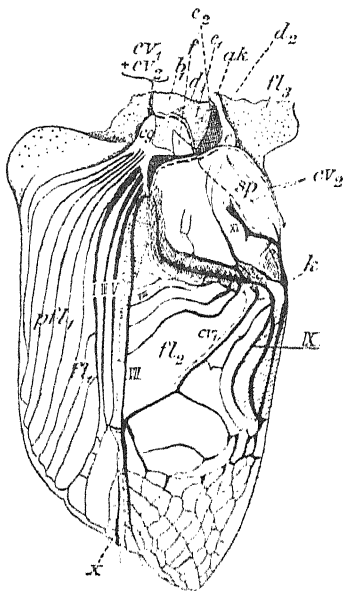
Die basal ziemlich geradlinige Abgrenzung gegen den Thorax, bzw. gegen die ihn mit demselben verbindenden Gelenkteile ist eine erheblich schärfere und tiefere Einsenkung, als im Metathorax an entsprechender Vereinigungsstelle der IX. und XIII. Ader. Den weitläufigen Zusammenhang stellt hier eine dünne, zwischen Analfächerbasis und Costalgelenk einerseits, dem letzteren und den Analwurzelplatten anderseits gleichsam in einen Rahmen eingespannte feinere Verbindungshaut (h , Fig. 12) her. Nur im Hinterwinkel des Analfeldes setzen die Analgelenkplatten (d_2, e) fest an, eine Stelle, welcher, im Hinterflügel erheblich verbreitert, der Bezirk der XIII. Ader und der oben beschriebene Verbindungssteg etwa homolog ist. Die Analfeldplatte entspricht hauptsächlich dem Bezirk der als erste konvexe Analader IX REDTENBACHERS (Axillarader anderer Autoren) gedeuteten Schrillader mit ihren zahlreichen Ästen; die reiche Aderung des Analfächers fehlt; es scheint mit Ausbildung des Vorderrandes dieses Flügelabschnittes eine entsprechende Resorption der hinteren Adern erfolgt zu sein.

Der kurze Anallappen ist eine aderlose, dicke Hautduplikatur und vermittelt den Übergang des Deckflügels in das Mesonotum.

Auch am Vorderrand vermittelt ein weicher Lappen den Übergang in die Intersegmentalhaut, welche hier wie im Metathorax weiche behaarte Polster bildet.

Bau des Deckflügels.

Der Bau des Flügels ist folgender: Die obere Lamelle ist kräftig chitinös; die untere im allgemeinen sehr dünnhäutig und leicht



mit dichtgedrängten Zähnen besetzt (vgl. neuere Arbeit REGEN 1903), liegt vertieft; die analwärts angeschlossene Flügelfläche ist emporgewölbt, so daß der bezahnte Steg beim Zirpen über den chitinösen Endknoten (*k*) der oberen Schrilleiste des linken Flügels geführt, frei zur Wirkung kommt (vgl. Textfig. 8 *k*). In der Ruhelage decken sich diese beiden »Basalteile« des Analfeldes so, daß der des oberen den des unteren umschließt, also etwas größer ist. Die Flügel liegen alsdann gut angepaßt übereinander, was nach Vertauschung der beiden Flügel nicht der Fall sein kann (vgl. auch REGEN 1903).

Costalgelenk.

Auch des Deckflügels Costalfeld (f_1) sitzt dem Thorax unmittelbar auf, ein prinzipieller Unterschied (vgl. SAUSSURE, Blattiden) vom Analfelde, von mechanischer Bedeutung. Als Costalgelenk (*cg*) (Fig. 15 *a*, 15 *b*, 13) geht das an der Basis stark aufgetriebene Costalfeld mit seiner oberen Lamelle unter allmählicher Abnahme der chitinösen Verstärkung in eine weichhäutige, nicht scharf umgrenzte Region über (Fig. 11), welche zum Mittelgelenkstück (b_1) und den Analwurzelplatten (c_1) usw. überleitet; ein chitinöser Fortsatz verläuft am Vorderrande des Gelenkbezirks, trifft mit der vorderen Tergalplatte (a_1) zusammen und geht hinten in das Mittelgelenkstück über. Diese elastische Verbindungslinie wirkt wie im Metathorax der den Flügel hebenden Muskulatur entgegen. Seitlich dahinter liegt ein nicht scharf begrenztes dreieckiges Plättchen (Fig. 11 *f*), welches dem häutigen Costalwurzelfelde im Hinterflügel vor der konvexen Flügel-falte entspricht; es ist wie dort Duplikatur und bildet auf der unteren Seite die Bedachung des innersten Teiles der tiefen Mittelgelenkhöhle. Die dünnhäutige untere Lamelle des Flügels (f_1) verbindet sich — wurzelwärts bei zunehmender chitiniger Festigkeit von der oberen Lamelle entfernt — mit der oberen Lamelle durch eine feste Chitinbrücke, bevor sie endgültig in die pleurale Wand, d. h. in die innere Wand der Mittelgelenkhöhle (Fig. 15 *a br*) übergeht, bei (b_1). Während nun vorn am Costalgelenk der Zusammenhang der unteren Lamelle mit dem episternalen Oberrand kontinuierlich durch oben erwähnte schmale Leiste (*l* in Fig. 12, 14, 15 *b*, 13) gebildet ist, wird hinter ihr die untere Lamelle in Gestalt eines harten, durch oben genannte Chitinbrücke gestützten doppelten Costalgelenkkopfes (*ck*) frei. Der der Leiste angeschlossene Teil desselben weist auf den episternalen Gelenkkopf *ek* hin, der übrige freie Teil desselben vermag in der Ruhelage des Flügels, d. i. bei seitlich herabgeschlagenem Costal- (f_1)

und Präcostalfeld (p/l_1) und dem Rücken anliegenden Analfeld in die ihm angepaßte Mittelgelenkhöhle einzutreten. Der Vergleich mit dem Metathorax zeigt demnach prinzipiell gleiche Verhältnisse: einen durch eine Querbrücke gestützten Costalgelenkkopf und eine Elastizität, welche die Ruhelage des Flügels herbeizuführen bestrebt ist. Der Hinterrand des Costalgelenks nun (Fig. 15 *a, b*, 13) tritt in einer tiefen Ausbiegung nach unten vor, welche auf der Unterseite als stark gerundete, dick-leistenartige, breite Kante vortretend (Fig. 12) sich allmählich, nach hinten gegen das Analgelenk verlaufend, verschmälert. In der dadurch erfolgten tiefen Abtrennung vom Analfächer bleibt gleichwohl der Zusammenhang durch eine feine Verbindungshaut *h* bestehen, die bereits erwähnt wurde. Die solchergestalt scharf begrenzte und, wie im Hinterflügel, auf ein höheres Niveau frei herausgehobene und dadurch sehr leicht bewegliche Analfächerplatte erhält eine festere Verbindung also nur durch den Zusammenhang mit dem Costalfelde und durch die im Hinterwinkel ansetzenden Analgelenkplatten.

Analwurzel und Analgelenkplatten.

Zwei der letzteren (Fig. 11) entsprechen zunächst denjenigen des Hinterflügels:

Die Vermittlungsplatte (c_1) ist eine ziemlich gleichseitig dreieckige, gebogene Platte, deren vorderer verstärkter und aufgebogener Rand sich vermittels einer Übergangshaut über das Plättchen (*f*) des basalen Costalfeldes, die Costalfeldwurzelplatte, wie im Hinterflügel an die Costalfeldwurzel anschließt; deren medialseitige Kante mit dem Mittelgelenkstück (b_1) artikuliert, über einen schmalen Bezirk hinweg, der hier mit dem Mittelgelenkstück eng verschmolzen ist, im Hinterflügel als vordere Analgelenkplatte deskriptiv zur Sonderung kam (vgl. Fig. 11, 16 *a* auch Fig. 4, Taf. XXIV); die dritte hintere Seite endlich ist von der folgenden, als Analwurzelplatte schlechthin zu bezeichnenden Platte (c_2) in einer scharfen Linie, welche eine Artikulation zuläßt, deutlich gesondert.

Analgelenk: Die Analwurzelplatte und die Analgelenkplatte sind hier (c_2 , d_2 , *e*), als hinterster Bezirk der Deckflügelwurzel, zu einem kurzen, festen, sehr unregelmäßigen Stück verschmolzen (Fig. 16), welches als Analgelenk zu bezeichnen ist. Die im Vergleich mit dem Metathorax (c_2) zu sondernde Analwurzelplatte (c_2) (terminal AMANS) erscheint oben als der tiefst gelegene Gelenkteil; er bildet mit der Vermittlungsplatte (c_1) das Dach der hinteren, zum Epimeron bezogenen

Achselhöhle, deren vorderer Teil als Mittelgelenkhöhle bekannt ist; außer diesem vorderen, durch individuell variable, zahlreiche Querbrücken verfestigten Flächenteil des Analgelenks ist ein hinterer, ein Wurzelteil zu unterscheiden (Fig. 16). Letzterer, der hintere Rand des terminal und des proterminal oder tampon (AMANS), beginnt an einer starken Querbrücke ($br\alpha$) und endet wurzelwärts in kräftigen, zum Analgelenkkopf verdickten, chitinösen Verwachsungen der beiden Lamellen, welche am Hinterrande überhaupt rohrartig aufgetrieben und sehr stark chitiniert sind (ak); vorn grenzt er an das Mittelgelenkstück und wird hier von einer chitinösen Faltenduplikatur des Hinterrandes desselben überdeckt (b_2 Fig. 11); schlägt man diese zurück (Fig. 16 b), so sieht man das Analgelenk frei in einer weichen Haut liegen, welche medialwärts zur hinteren Tergalplatte (a_3) überleitet; zumal auf der Unterseite tritt die Bewegungsfreiheit des hier stark vorspringenden Analgelenks deutlich vor Augen (Fig. 12). Außer der vom Seitenrand der Analwurzelplatte zum hoch erhobenen Rande der Analfächerplatte führenden weichen Haut vermitteln zwei dem Hinterrande des Analgelenks angeschlossene, nach oben aufsteigende Stücke (d und e) die hier solide Anheftung des Analfeldes am Thorax: Untereinander und gegen die Analwurzelplatte kaum beweglich, jedoch am Analfelde gelenkig ansetzend, können sie mit ersterer als ein einziger Chitin Faltenbezirk aufgefaßt werden. Dahinter schließt sich der zum Tergit führende Anallappen an. Im Analgelenkkopf weichen die Flügellamellen endgültig auseinander, indem sie zur pleuralen bzw. tergalen Körperdecke übergehen. Hier befindet sich jenes einfache, als hintere Epimeralplatte angesprochene, mit dem Analgelenkkopf nur wenig ligamentös verbundene Chitinplättchen (Fig. 16 a , p_2). Außerdem tritt, jedoch ins Innere des Körpers verlagert, ein als Sehne zu bezeichnendes Chitinstück mittels ligamentöser Verstärkung der Verbindungshaut mit dem Analgelenkkopf in Verbindung.

Diese »mützenförmige Sehne« (ch_2) (der Autoren, cupule der französischen Autoren, cupule subterminale AMANS 1885) ist ein annähernd ovales kräftiges Plättchen und liegt im Grunde der zwischen dem Mittelgelenkstück (b_1) und der hinteren Tergalplatte (a_3) befindlichen vertieften Hautfalte, welche von ebengenannter Chitinduplikatur des Mittelgelenkstückes (b_2) und der von ihr abhängigen, gegen das Tergit zwischen der mittleren und hinteren Tergalplatte verlaufenden, vorspringenden Hautfalte (vgl. bes. Fig. 11) überdeckt wird; an dieser ins Innere des Körpers versenkten Chitinsehne setzen

die Fasern des relativ starken, zwölften Pleuralmuskels (pm_{12}) senkrecht an.

Faltenverlauf im Deckflügel.

Der Verlauf der konkaven und konvexen Falten im Deckflügel (vgl. Textfig. 8) läßt sich genau auf die im Metathorax gegebenen Verhältnisse zurückführen. Die das Costalfeld vom Analfeld trennende, der *VIII.* Ader entsprechende konkave Längsfalte des Flügels setzt sich in der den Analfächer wurzelwärts abtrennenden Vertiefung fort und verläuft alsdann etwa hinter der Costalfeldwurzelplatte (*f*) an der Stelle des Zusammentreffens des Mittelgelenkstücks mit dem Costalgelenk. Die den Vorderrand des Analfächers begrenzende, der *IX.* Ader entsprechende, jedoch distalwärts durch die *VII.* Ader ersetzte vordere konvexe Falte trifft in der Mitte des medialen Seitenrandes der Analfächerplatte mit der, nur in schwacher Wölbung angedeuteten, eine, dem zarthäutigen »Hautfeld« (*sp*) der Hinterflügel entsprechende, Hinterecke des Analfeldes abschneidenden hinteren konvexen Faltenkante des Analfeldes zusammen, und verläuft zwischen der Costalwurzelplatte (*f*) und der Vermittlungsplatte gleichfalls gegen den Vorderrand des Mittelgelenkstückes. Die darauf folgende konkave Falte liegt hinter dem Analfächer und ist in dem den Hinterwinkel derselben mit dem Thorax verbindenden Chitinfaltenkomplexe des Analgelenks enthalten; sie verläuft schließlich gleichfalls gegen den Vorderrand des Mittelgelenkstücks am Analgelenkkopf vorbei über jenen, als Rest der im Metathorax wohl entwickelt angetroffenen vorderen Analgelenkplatte aufzufassenden, konkaven Chitinbezirk zwischen Mittelgelenkstück und Vermittlungsplatte.

Vergleichung der Flügelgelenke.

Der morphologische Vergleich der, wie sie topographisch hervortraten, beschriebenen mesothorakalen Gelenkteile mit denen im Metathorax zeigt folgendes: Die Vermittlungsplatte (c_1) und die vordere Analgelenkplatte (d_1) (hier im Mesothorax rudimentär), sowie die Analwurzelplatte (e_2) waren leicht wiederzuerkennen. Der im Metathorax dahinter folgende glashäutige Teil der Analfeldwurzel (*aw*) nebst dem Bereich der *XIII.* Analader grenzt, wie dort, an das hier verhornte »Hautfeld« (*sp*) des Analfächers, ist aber entsprechend der allgemeinen Reduktion im Mesothorax auf den kleinen chitinösen Faltenkomplex (*d, e*) des Analgelenks zusammengezogen; die hintere

Analgelenkplatte (d_2) samt Tergalfortsatz (ta) ist hier (Mesothorax) völlig auf den Analgelenkkopf (ak) reduziert, wie der Muskelansatz (pm_{12}) zeigt; die mützenförmige Sehne ist eine dem Sporne des metathorakalen Tergalfortsatzes etwa analoge Neubildung. Die hintere Epimeralgelenkplatte (p_2) und ihr Muskel (pm_7) sind für den Deckflügel annähernd bedeutungslos, da der ihnen entsprechende Flügelbezirk nicht entwickelt ist. Dagegen hat sich die dem Chitinrahmen des metathorakalen Analfächers entsprechende Region seitlich der Vermittlungs- (c_1) und Analwurzelplatte (e_2) zu jener, oben mehrfach erwähnten Trennungskluft und der, in derselben die Kontinuität erhaltenden Glashaut (h) ausgezogen; so ist der zur starren Zirpplatte umgebildete Analfächer herausgehoben.

Die Beweglichkeit des ziemlich starren Analgelenkfaltenbezirks (d , e) im Mesothorax genügt auch hier, um die seitlich erhobene Analplatte über den Rücken zu legen. Die Vermutung, die Vermittlungsplatte (c_1) entspreche auch hier morphologisch dem Adergebiet des Costalfeldes, gewinnt bei dem engen Anschluß desselben an Wahrscheinlichkeit.

3. Tergalgelenkplatten.

Die Tergalgelenkplatten und ihre Beziehungen zum Mittelgelenkstück (b_1) gleichen denen des Metathorax ziemlich genau. Topographisch treten sie bei normaler Lage des Gelenks (Fig. 11) als seitlich und vorn herabgebogene Begrenzungsplatten des aufgewölbten Mittelgelenkstücks in Anschauung. Die vordere und mittlere Tergalplatte sind vom Mittelgelenkstück in ligamentöser Gelenklinie abgesetzt.

Die vordere Tergalplatte (a_1), — antésigmoide der Insekten mit Ausnahme der Orthopteren, bei denen es nicht vorzukommen scheint, nach AMANS — (Fig. 11, 17, 15 *a*, 15 *b*) ist ein schmaler, quergewölbter, chitinöser Streifen mit etwas verstärktem Vorderrande; am spitzen seitlichen Ende tritt er (Fig. 15 *a*, *b*) an die Vorderecke der Deckflügelwurzel heran und bildet hier mit dieser in engem Anschluß an die präsegmentale Lamelle den Vorderrand des Gelenkbezirks überhaupt. Der enge Anschluß an die mittlere Tergalplatte geschieht in beweglicher wohlgepaßter Fuge.

Die mittlere Tergalplatte a_2 (Fig. 11, 17, sigmoide AMANS), bei den übrigen Orthopteren nicht abgesondert (nach AMANS), und daher im dort einheitlichen pièce quadrilatère, lame carrée, enthalten, ist eine unregelmäßig trapezoide, vielfach gebogene, vorn der Wölbung

der vorderen Tergalplatte angepaßte Platte mit ringsum abwärts etwas eingebogenen und besonders tergalwärts sehr verstärkten Rändern. Der hier besonders kräftige Vorsprung des Seitenrandes tritt rundlich kopfartig in die tergale Gelenkbucht tb ein und gegen das Tergit vor. Dahinter geht der Seitenrand in die weiche, tiefe, zur hinteren Tergalplatte überleitende Hautfalte über. Der laterale Seitenrand schließt sich ligamentös an das Mittelgelenk an (b_1).

Die dreieckige hintere Tergalplatte a_3 (wahrscheinlich das dorsoterminal AMANS) ist vom hinteren, verflachten Bezirk des paarigen, tergalen Seitenfeldes abgegliedert in scharfer, ligamentöser Gelenklinie, beiderseits welcher die Ränder der Platte, bzw. des Tergits, verstärkte Kanten sind. Sie springt mit rundhöckeriger Spitze über die Einsenkung des Analgelenks vor (Fig. 11).

Der Vergleich dieser Tergalplatten

mit denen des Metathorax zeigt, daß die mittlere Gelenkplatte, entsprechend der Verkürzung des Analfeldes durch Fortfall des langen Spornes in der Längsachse verkürzt ist, wobei die hintere Tergalplatte a_3 nach vorn und etwas zwischen die mittlere und das Tergit geschoben ist.

4. Gelenkbildungen des Tergits.

Die Beziehungen des Gelenks zum Tergit gleichen im Prinzip denen des Metathorax: der präscutale Teil (t_2) erweitert sich zu einem kräftigen, gut abgesetzten, etwa viereckigen, freien Endteil, auf welchen sich der vordere, mediale Seitenrand der mittleren Tergalplatte a_2 stützt. In die mit dem sehr kräftig ehitinisierten Vorderende des paarigen, tergalen Seitenfeldes t_1 gebildete, sehr tief eingeschnittene, tergale Gelenkbucht tb greift der Gelenkkopf der mittleren Tergalplatte ein; letzterem ist eine besondere Vertiefung in der über den Gelenkkopf übergreifenden und denselben herabdrückenden Randleiste des Tergits angepaßt. Das Fehlen des im Metathorax so kräftigen Tergalhebels läßt sich daraus verstehen, daß die Hebung des Deckflügels in Ermangelung jeglicher größerer Spannungen und der Etappe 1: Rotation (vgl. Mechanik) keine so erhebliche mechanische Leistung ist, als die Bewegung des Costalgelenks im Hinterflügel, während hingegen das sehr tätige Analgelenk einen kräftigen Bau zeigt.

5. Mittelgelenkstück.

Für die allgemeine Bedeutung und Beschreibung des Mittelstücks gilt das im Metathorax Gesagte; im einzelnen weichen die Verhältnisse

erheblich ab und eine Identifizierung der einzelnen Teile bietet Schwierigkeiten. Das Mittelgelenkstück (*lame carrée* oder *pièce quadrilatère* AMANS), bei den übrigen Orthopteren mit dem sigmoide vereinigt, Mittelgelenk b_1 (Fig. 11, 17, 18 *abc*), tritt auf der Rückenfläche als ein unregelmäßig eckiger, besonders in der Mitte allseitig emporgewölbter Bezirk in Ansicht. Am Hinterrande herabgebogen, geht es an einer kurzen Linie in den schwächer chitinigen, zipfelartigen Faltenumschlag b_2 über; derselbe sichert der weichen, zum Tergit führenden Hautfalte eine gewisse Beständigkeit (Fig. 17, 16 *b*). Umgefaltet setzt es vorn am Analgelenk an, wo an dessen Ansatz in der Rückenhaut auch die pleurale Haut herantritt und der Flügelansatz beginnt. Am Seitenrande des Mittelgelenks setzen die Flügel Duplikaturen an; werden diese abgetrennt, so erscheint der Abbruchrand des Mittelgelenks gleichfalls als Duplikatur, d. h. pleurale und tergalen Decke sind zusammengetreten (Fig. 18 *b*) und zwar: Es trifft ein langer, hinterer Teil des seitlichen Randes (bd) in seiner ganzen Länge mit der Vermittlungsplatte c_1 zusammen — vermittelt durch das Rudiment der ersten Analgelenkplatte — welche hier beweglich ansetzt; die nischenartige Fortsetzung des Seitenrandes nach vorn (del) tritt über einen häutigen Bezirk hinweg mit dem Costalgelenk in Verbindung. Das Zusammentreffen mit der vorderen und mittleren Tergalplatte ist bekannt; der Vorderrand senkt sich schnell abwärts. Ausgehend von dem mittleren Buckel findet man eine rings um diesen verlaufende Verstärkung des Chitins: eine tieferliegende Randpartie, in welcher die bereits angedeutete Beziehung der dorsalen Fläche zur pleuralen eintritt (Fig. 17, 18 *abc*): es bezweckt diese Einrichtung die Herstellung einer durch ungemein verstärkte Chitinränder widerstandsfähigen, unregelmäßigen Höhlung, die aus obengenannten Gründen Mittelgelenkhöhle (*cavité articulaire*) bezeichnet wurde. Insbesondere handelt es sich um die Herstellung eines, in der weichen pleuralen Verbindungshaut befindlichen Balkens in einer zur dorsalen, tergalen Fläche unverschiebbaren Lagerung. Dieser Balken (ac) bedeutet den unteren Rand der Mittelgelenkhöhle; sein hinteres Ende (a) erscheint in der epimeralen Achselhöhle (Fig. 12) als jene bereits erwähnte (S. 330) stark vortretende Kante. Der kurze obere Rand der Mittelgelenkhöhle wird durch den vorderen, nischenartigen Seitenrand des Mittelgelenkstückes gebildet (de); sein hinteres Ende (d) erscheint als gerundeter Vorsprung der hinteren Mittelgelenkhöhle. Die Beziehung dieses Bezirks erscheint somit dem Costalgelenk zugewandt. Anders verhält sich die dem Analfelde und Analgelenk

zugewandte hintere Seitenrandlinie (*db*) hinter dem Vorsprung *d*, wie sie der Vermittlungsplatte *c*₁ und weiterhin, bei sich voneinander entfernenden Abbruchsrändern, dem Analgelenk (*c*₂, *d*) und sodann jener faltenreichen Rückenhaut Ansatz bietet, in welche das Analgelenk *ak* eingesenkt ist. Diese Ansatzlinie der Analgelenkplatten verläuft entsprechend dem verschiedenen mechanischen Verhalten beider Flügelteile annähernd rechtwinklig gekreuzt zur oben bezeichneten Ansatzlinie des Costalfeldes (*Je*) und zum pleuralen Balken (*ae*). Die Stellung der exponierten Ecken der hinteren Mittelgelenkhöhlengrenze bei *d* und *a* ist topographisch in die im Flügel das Costalfeld vom Analfeld trennende Furchung eingeschoben gedacht. Der Analfächer erhält also eine dorsalwärts nach hinten verlagerte Anheftung, so daß er vom Analfelde des andern Flügels unterlagert bleibt und beim Zirpen einfach hin und hergeführt wird. Der ganze pleurale Anteil des Mittelgelenkstückes ist bei AMANS als submedian bezeichnet.

Der Bau des Stückes im Innern des Thorax zeigt: Die Unterstützung des pleuralen Balkens erfolgt einmal dadurch, daß vom medialen, tergalen Seitenrande des Mittelgelenkstückes (*gf*) aus ein Chitinpfeiler mit breitem Ansatz entspringt, um am Vorderende des Pleuralbalkens (in *e*) mit der Seitenwand zu verschmelzen, dann aber auch, daß das Hinterende des Balkens (*a*) durch eine kurze Querbrücke zwischen der hier bereits sehr genäherten pleuralen und tergalen Decke (bei *b*) gestützt wird.

Die als harte Chitinköpfe vortretenden Ecken sind von mechanischer Bedeutung; ferner bewirkt das Ende des Pleuralbalkens (*a*) jene unterhalb des Analgelenks als Grenze der Dorsal- und Pleuralintersegmentalhaut verlaufende Falte.

Außerdem ist anzugeben, daß unmittelbar über der Ecke bei *d* sich die Verbindung mit dem Costalgelenk nahe bei dessen Gelenkkopf durch eine weiche Haut vollzieht (Fig. 13). Die gerundete obere Ecke des Seitenrandes bei *e* liegt tief im Innern der Mittelgelenkhöhle verborgen; in den durch *d* und *e* angedeuteten Raum der letzteren vermag der freie Teil des doppelten Costalgelenkkopfes (*ck*) bei der Ruhelage des Flügels einzutreten. Das Vorderende des Pleuralbalkens (*e*) liegt gleichfalls tief im Innern der Mittelgelenkhöhle und bezeichnet deren vordere Grenze überhaupt. Die Unterstützung dieses Endes durch jene mächtige Chitinbrücke erklärt sich nun dadurch, daß hier der Anschluß an den als Widerlager des Gelenks bedeutsamen, ins Innere der Mittelgelenkhöhle hineinreichenden Pleuralgelenkkopf erfolgt (Fig. 14, 13 *pk*). Die dorsalen Ecken, medial am

Vorderrande (*g*) und lateral am Hinterrande (*b*) sind gleichfalls sehr fest; besonders jedoch medial am Hinterrande, wo die Ecke *f* als harter Chitinkopf gegen einen reichbewegten Gelenkbezirk vorspringt (Fig. 11). Das Mittelgelenkstück, muskellos und von passiver Bedeutung, wie im Metathorax, hat auch hier die Bedeutung einer Sperrvorrichtung innerhalb verschiedener Bewegungsrichtungen.

Vergleichung.

Der Vergleich mit dem Mittelgelenkstück des Metathorax zeigt demnach folgendes: Die mittlere Verwachsungsstelle des Seitenrandes bei *d* trennt den vorderen Ansatz des Costalfeldes vom hinteren Ansatz des Analfeldes. Der Seitenrand ist beim metathorakalen Stück geradlinig, beim mesothorakalen (in *d*) winklig gebrochen. Der pleurale Balken *a* bis *c* ist im Metathorax zweiteilig: die hier dem epimeralen Bezirk angehörige, hintere, äußere, vortretende Strecke desselben, wird im Mesothorax höchstens noch durch die Hinterecke des Pleuralbalkens (*a*) dargestellt. Das Vorderende des gegen den Pleuralgelenkkopf gestemmt Pleuralbalkens wird im Mesothorax durch einen von dem medialen Seitenrande ausgehenden, im Metathorax, durchaus abweichend, von einem vom Vorderrande ausgehenden Chitinpfeiler gestützt. Außerdem ist annehmbar, daß die mesothorakale Chitinverbindung der Hinterecke bei *a* mit der Dorsalfäche bei *b* jener Chitinbrücke im Metathorax entspricht, welche die beiden Teile des Pleuralbalkens zugleich stützt; es würde alsdann die Chitinverbindung in der äußeren Hinterecke des metathorakalen Gelenkstücks ($b_2 + a_2$) im Mesothorax fehlen. Ob in dieser gleichen Stelle des Metathorax (bei *f*) zugleich der innere Hinterwinkel des mesothorakalen Gelenkstücks zu suchen sei, oder ob derselbe in Fortfall kam, ist — legt man überhaupt Wert auf eine solche Frage — nicht unwahrscheinlich.

C. Zusammenfassung der Resultate.

Der Rückblick auf beide Gelenke und angrenzende Bezirke zeigt bis in Einzelheiten durchführbare Homologien, die durch das Verhalten der Muskulatur bestätigt werden.

Die Pleuren sind zweiteilig: Mit dem Episternum pl_1 und dem Pleuralgelenkkopf ph trifft der vordere Unterrand des Mittelgelenkstückes als sogenannter Pleuralbalken *a—c* zusammen, mit dem Epimeron pl_2 ein solcher hinterer Abschnitt $a_1—a_2$, der im Mesothorax *a*

verkürzt ist. Dieser Zweiteilung des Gelenkbezirks entspricht genau die Sonderung des Flügels in ein Costalfeld f_1 und ein Analfeld f_2 , deren Mechanik und Gelenke sich verschieden verhalten. Das Mittelgelenkstück b_1 vermittelt zum Tergit. Die durch das unpaare, scutale Mittelfeld t zur Sonderung gelangenden, paarigen scutalen Seitenfelder t_1, dt_1 , treten zum Flügel in Beziehung. Auch hier zeigt sich insofern eine auf den zweiteiligen Gelenkbezirk bezügliche, wenn auch nicht scharf zusammenfallende Sonderung des tergalen Seitenbezirks, als ein hochgewölbter, mit kräftiger indirekt wirkender Muskulatur versehener vorderer Teil t_1 durch Vermittlung der mittleren Tergalplatte a_2 und des Mittelgelenkstückes b_1 auf das indirekt bewegte Costalfeld f_1 wirksam wird, ein flacher, hinterer Seitenteil dt_1 ohne Vermittlung des Mittelgelenks nur mittels der hinteren Tergalplatte a_3 auf das direkt bewegliche Analgelenk d_2, c zu beziehen ist. Jedoch ist der auch hier ansetzende indirekte Muskel pm_9 , sowie drm_2 zu beachten. Das Mittelgelenk hat also flügelwärts eine zweiteilige, tergalwärts nur eine einzige Bezugnahme; es hat demnach eine vermittelnde Stellung. Das Präscutum t_2 mit der auf dasselbe zu beziehenden vorderen Tergalplatte a_1 tritt gleichfalls zum Costalgelenk eg in Beziehung, während der postscutale Teil tp mit dem Anallappen f_3 , mechanisch bedeutungslos ist. Es ist demnach die Sonderung der pleuralen und tergalen Regionen in engen Zusammenhang mit der Ausbildung der Flügel zu bringen; es wird offenbar werden, daß das ganze Segment auf eine solche episternale und epimerale Zweiteilung Bezug nimmt (II. Teil, Abschnitt G, a. ff.)¹.

Die im Elytron stattfindende Reduktion führt nicht zur Verwischung der beiden Flügel gemeinsamen Grundlage.

Inwiefern die mechanische Sonderung des Flügels in ein Costalfeld im weiteren Sinne und in ein Analfeld der von COMSTOCK (1898/99) hypothetisch für den gemeinsamen Urtyp aller Insekten angenommenen Zweiteiligkeit entspricht, ist vorläufig hier kaum auf seine morphologische Berechtigung hin zu entscheiden: Entspricht das Costalfeld und das Analfeld wirklich je einer besonderen, großen, verästelten Trachee, indem erstere von vorn, letztere von hinten in die Flügelduplikatur eintritt und sich sekundär mit der andern in Verbindung setzt, dann würde die für das Gelenk von *Gryllus* bestätigte Lage der konkaven Flügelfalte in der VIII. Ader nicht der Zurechnung der Cubitalader VII zum Analfelde seitens COMSTOCKS entsprechen;

¹ Vgl. COMSTOCK 1902, S. 23 ff. (z. B. S. 24, Zeile 21.)

denn es liegt im imaginalen Flügel von *Gryllus* die Cubitalader vor der Gelenklinie.

Das Costalgelenk der Elytren ist schwächer als das der Hinterflügel; seine in einer leichten Hebung des Flügels beruhende Bewegung erfordert geringere Kraft; daher sind die Gelenkeinrichtungen am Mesoscutum und die Ausbildung der Muskulatur geringer als im Metathorax.

Das Analgelenk der Elytren, welches den Widerstand des federnen Costalfeldes zu überwinden hat, ist fester, als das weniger beanspruchte im Metathorax. Das Costalgelenk des Hinterflügels ist ein kräftiges: Die mühsame Vorführung des Vorderrandes nach vorn, d. h. die Entfaltung des Flügelfächers erfordert eine kräftige Muskulatur und eine gute Ausbildung der Hebelvorrichtungen und Stützen. Die nach der Muskulatur folgende Betrachtung der Mechanik (III. Teil), insbesondere des Hinterflügels, wird die Einzelheiten dieser Vorgänge darlegen.

Der allgemeine Vergleich der Flügelgelenke von *Gryllus domesticus* mit denen der übrigen Orthopteren zeigt folgendes:

Blattiden: Die diesbezüglichen Untersuchungen SAUSSURES vernachlässigen die Anatomie des Gelenks im Gegensatz zur Mechanik desselben; das Gelenk macht mit Ausnahme der zu einer arcade axillaire verbundenen Basis der Fächerstrahlen im allgemeinen den Eindruck einer im Gegensatz zu den Locustiden und Acridiern weniger festen und konzentrierten Einrichtung; inwiefern es etwa dem der Coleopteren nahe steht, müssen eingehende Untersuchungen nachweisen.

Locustiden und Acridier (nach AMANS): Die bei diesen Geradflüglern erreichte Verfestigung und Konzentration des Gelenkbezirks im Hinterflügel im Zusammenhang mit der erhöhten Flugfertigkeit gegenüber den Grillen zeigt folgende Abweichungen von dem für *Gryllus domesticus* beschriebenen Verhalten:

Eine vordere Tergalplatte fehlt.

Die mittlere Tergalplatte ist mit dem Mittelgelenkstück enger verbunden.

Das obere Episternalende ist kräftiger gebaut.

Die Epimeralgelenkplatten fehlen; die Flügelgelenkhöhle ist hier fester, der Zusammenhang des Flügels mit dem Epimeron, daher auch die Wirkung der hier einsetzenden Muskeln, ist unmittelbarer.

Das Analgelenk ist in der Richtung von vorn nach hinten verkürzt und gleicht dem des Elytron bei *Gryllus* auffallend.

Dementsprechend ist das basale Zusammentreffen der Fächerstrahlen ein festes und konzentriertes und der Analfächer gleicht in den allgemeinen Umrissen des als Analplatte gestalteten Analfeldes im Elytron von *Gryllus*; so fehlt auch ein »Hautfeld« *sp.* Es sei auf die auffallenden Analogien verwiesen, welche ein Vergleich meiner Fig. 11 mit der Fig. 1 Taf. 3 bei AMANS zeigt; allerdings behält das Elytron von *Gryllus* Besonderheiten durch das starke Vortreten der Analplatte μ_2 nach oben und den Verlust der basalen Stücke der Adern: das Fehlen einer eigentlichen Analarkade.

Mit Verlust der Bedeutung des Flügels ausschließlich als Fallschirm tritt also einander Ähnliches ein, sei es durch Ausbildung der Flugfunktion im Hinterflügel der Locustiden und Acridier, sei es die Ausbildung des Deckflügels zum Zirporgan bei *Gryllus*.

D. Ligamente und Gelenke.

Die Bezeichnung Ligament ist bereits von AMANS in gleichem Sinne, wie hier bei *Gryllus*, angewandt worden, ohne eine genaue Definition erfahren zu haben¹. Als Ligamente bezeichne ich im Kerforganismus ganz allgemein jene Verbindungsstrecken zwischen zwei starren Chitinbezirken, in welchen die dünne Verbindungshaut kräftig und dick wird, ohne ihre nachgiebige Beschaffenheit zu verlieren. Die Bezeichnung ist hier also in ganz andrer Bedeutung zu fassen, als im Körper der Wirbeltiere.

Ligamente treten dort auf, wo die Verbindungsstrecke zweier Chitinteile unter Beibehaltung ausgiebiger Bewegungsmöglichkeit eine starke mechanische Beanspruchung erfährt, wodurch sie sich also von den einfach häutigen Bezirken unterscheiden.

Ligamente werden daher bei der Betrachtung der verschiedenen Gelenktypen, gemäß welcher ihre Form eine wechselnde ist, wichtig.

Es sind meist schmale Unterbrechungen der starren Chitindecke, in denen eine völlige Kontinuität und eine gleiche Dicke der Cuticula erhalten bleibt und die Abänderung eine rein histologische ist. Bei der makroskopischen Präparation erkennt man sie an der festen, die Durchtrennung erschwierenden Beschaffenheit. Auf Schnitten zeigt das Ligament die gleiche Dicke, wie das umgebende Chitin; erst bei der Färbung zeigt sich eine scharfe Grenze zwischen dem

¹ Auch CHABRIER 1820 erwähnt elastische Ligamente.

starren und dem ligamentösen Chitin. Bei Doppelfärbung nimmt letzteres kein Eosin an und ist durch die Hämatoxylinfärbung gut zu erkennen. Eingehendere histologische Untersuchungen wurden nicht ausgeführt. Es sei auf folgende, auffallende Ligamente hingewiesen:

Ligamente verbinden den Gelenkbezirk mit dem ganzen seitlichen Tergalrand; vgl. die Querschnittfiguren im III. Teil:

Ein sehr schmales Ligament erhält die völlige, aber bewegliche Kontinuität zwischen Mittelgelenkstück b_1 und mittlerer Tergalplatte a_2 (Textfig. 7 u. 8). Das Gelenk ist ein einfaches Scharniergelenk (AMANS).

Ein Ligament verbindet die vordere Epimeralplatte p_1 (Mesothorax und Metathorax) mit dem hinteren Pleuralbalken (bei a bzw. a_2 , Fig. 18 bzw. 10) des Mittelgelenkstücks b_1 , eine mechanisch wichtige syndesmoidale (vgl. AMANS) Gelenkverbindung (Textfig. 7 u. 8).

Ein allmählicher Übergang von chitinöser zu ligamentöser Kontinuität vollzieht sich in der Flügelgelenkhöhle im Ansatzbereich der metathorakalen Episternalgelenkplatte ep (Textfig. 11).

Wichtig ist die ligamentöse Verbindung des oberen Vorderwinkels der Episternalgelenkplatte ep mit dem Costalgelenk cg im Metathorax; dies syndesmoidale Gelenk ist sehr kräftig!

Teile des metathorakalen Costalgelenks cg sind elastisch-ligamentös (Fig. 7, Taf. XV).

Ein kräftiges Ligament verbindet den Kehlsporn 5 (Textfig. 1 u. 2, Teil I) mit der Kehlplatte a und i syndesmoidal;

die hintere Epimeralgelenkplatte p_2 (Metathorax) mit dem Analgelenkkopf d_2 , ak (Fig. 8 a , b und Textfig. 2, Querschn. 1);

die vordere Tergalplatte a_1 mit dem Costalgelenkkopf cg (Textfig. 10).

Die Präsegmentallamelle (tv) und das Präscutum t_2 sind ligamentös und syndesmoidal miteinander verbunden.

Die Beispiele könnten vermehrt werden; es wurden solche genannt, welche für die Mechanik des Flügels bedeutsam sind. Der Gelenkbezirk des Flügels zeigt also eine große Zahl von Ligamenten.

Das histologische Studium konnte in diesem Zusammenhang nicht ausgeführt werden.

Es ist demnach die Angabe KOLBES 1893 (S. 18): »an den Gelenkverbindungen bleibt die Haut stets »zart« und biegsam«, in obigem Sinne zu erweitern.

Die bisher besprochenen Ligamente vermitteln eine syndesmoidale, oder nach Art eines einfachen Scharniers gebildete Gelenkverbindung.

Nach Art des einfachen Scharniers dürften auch die Tergalplatten mit dem Tergit verbunden sein.

Was AMANS als adhérence bezeichnet, entspricht dem Verhalten der Pleuralleisten usw. und dem Ansatz des Präscutum am Metatergit, jedoch ist die letztere Verbindung eine bewegliche und daher besser als Symphyse zu bezeichnen.

Als Symphyse könnte auch der ligamentlose Übergang des Mittelgelenkstücks zum Costalgelenkstück bezeichnet werden.

Die Bezeichnung Schuppengelenk, *écailleuse* AMANS, trifft für *Gryllus* an den von AMANS erwähnten Stellen zu; es sei auf S. 16 Abs. 6 dort (*Annales* 1885) verwiesen.

Als sphärische Condylarthrose kann das Hüftgelenk, als sattelförmige Condylarthrose muß das Pleuralgelenk aufgefaßt werden.

Als Scharniergelenk mit einem Condylus, Gelenkkopf (vgl. Abs. 8 bei AMANS) kann die Einklinkung der mittleren Tergalplatte a_2 am Mesotergit, als Scharniergelenk mit zwei Gelenkköpfen vielleicht auch die Gelenkverbindung des hinteren Postscutums tp mit dem Scutum gelten, obgleich im letzteren Falle von einem Condylus im eigentlichen Sinne keine Rede ist.

Als Typus der Flexion (Abs. 9 AMANS) möge zum Beispiel die Verbindung der vorderen mit der mittleren Tergalplatte genannt sein.

Eine »articulation fissurale«, Spaltgelenk, würde etwa die Abtrennungslinie des Tergalhebels bedeuten, die fente dorsale (vgl. 10 AMANS), der Tergalspalt ts , vgl. Fig. 9, Taf. XV.

Höhere, kompliziertere Gelenke scheinen bei *Gryllus* nicht ausgebildet zu sein; ich muß gestehen, daß eine scharfe Präzisierung obiger Begriffe und auch eine Anwendung derselben für alle Fälle, die doch sehr wechselnde sind, kaum möglich ist; gleichwohl möchte ich hiermit der Anregung seitens AMANS entsprechen haben.

Es sind demnach bei *Gryllus* alle die von AMANS unter 1—10 (S. 15) genannten Gelenkverbindungstypen anzutreffen.

Auf die Arbeiten von LANGER (1860), LIEBE (1873) und LIST (1895/97) über die Gelenkbildung bei Gliedertieren kann ich hier leider nicht eingehen.

Ein Literaturverzeichnis folgt am Ende des IV. Teiles.

Nachschrift.

Ergänzungen zum vorliegenden I. Teil finden sich in einem Nachtrag am Ende des zweiten Teiles.

Sie beziehen sich auf die mir erst während des Druckes des I. Teiles bekannt gewordene Arbeit COMSTOCKS 1902 und enthalten noch solche Bemerkungen, deren nachträgliche Eintragung in den vorliegenden Text nicht mehr angängig war.

Erklärung der Abbildungen.

Verzeichnis der allgemein gültigen Abkürzungen
und Bezeichnungen:

Chitinskelett.

a_1 , vordere Tergalplatte } im Meso- und
 a_2 , mittlere Tergalplatte } Metathorax;
 a_3 , hintere Tergalplatte }
 a bedeutet am Coxalrand den Vorderwinkel;
 a als *Ia*, *IIa*, *IIIa* bedeutet Abdominalsegment, erstes, zweites, drittes usw.;
 a im Mikrothorax = hintere Kehlplatte;
 ak , Analgelenkkopf;
 ap , Apodem;
 aw , Analwurzelfeld;
 b , b_1 , Mittelgelenkstück, Mittelgelenk;
 b_2 , dessen Faltenumschlag im Mesothorax;
 b bedeutet am Coxalrand den Hinterwinkel;
 b im Mikrothorax: Kehlplättchen;
 br , Querbrücken, allgemein;
 c_1 , Vermittelungsplatte in d. Analwurzel;
 c_2 , Analwurzelpatte;
 C , Caput, Kopf von *Gryllus domesticus*;
 c , am Coxalrand = Seitenwinkel und Hüftgelenk, Coxalgelenk;
 c , am Unterende v. lp = Hüftgelenkkopf;
 c , im Mikrothorax als Nackenplättchen;
 eg , Costalgelenk;
 ch_1 , Chitinsehnenplättchen, an der Präsegmentallamelle;
 ch_2 , Chitinsehnenplättchen am mesothorakalen Analgelenkkopf;
 ck (in eg), Costalgelenkkopf, bes. im Mesothorax;

est , Coxosternum;
 cx , Coxa, Hüfte mit a , b , c , d ;
 cp , Präcoxalplatte, Trochantin;
 cw , Costalwurzelfeld;
 d , Analgelenkplatte mit Analgelenkkopf ak ;
 d_1 , vordere Analgelenkplatte, in Fig. 10 unterstrichen;
 d_2 , hintere Analgelenkplatte;
 d , am Coxalrand der Innenwinkel;
 d , im Mikrothorax: Nackenplatte;
 dt_1 , der abgeflachte Teil des tergalen paarigen Seitenfeldes;
 e , im Mikrothorax: Kehlplättchen;
 e , Teil der Analgelenkplatte;
 ed , Entodorsum, endotergale Leiste;
 ck , Episternalgelenkkopf (Mesothorax);
 ep , Episternalgelenkplatte;
 est , epimerales Sternit, sternellum COMSTOCK;
 f , im Mikrothorax: Kehlplatte;
 f , im Mesothorax: Costalwurzelpatte;
 fl_1 , Costalfeld des Flügels im weiteren Sinne, im Mesothorax mit Präcostalfeld;
 fl_2 , Analfeld, Analfächer des Flügels;
 fl_3 , Anallappen des Flügels;
 g , im Mikrothorax: Kehlplättchen;
 gh , Gelenkhaut;
 h , im Mesothorax, Verbindungshaut des Deckflügels mit dem Gelenk;
 h , im Mikrothorax: Kehlplättchen;
 hp , Hautpolster;

hw, Hinterwinkel des Metascutum;
i, im Mikrothorax: Kehlplättchen;
k, Endknoten der Schräglinie im Deckflügel;
l, episternale Verbindungsleiste im Mesothorax;
li, *lij*, Ligament;
lp, Pleurallamelle und Pleuralleiste mit *pk* und *e*;
m, Kehlplatte im Mikrothorax;
mh, Mittelgelenkhöhle, Mittelhöhle, ein Teil der Flügelgelenkhöhle;
p₁, vordere Epimeralgelenkplatte;
p₂, hintere Epimeralgelenkplatte;
pa, paarige Apophyse;
pst₁, Präcostalfeld des Deckflügels;
ph, Phragmen, *ph₁*, *ph₂*, *ph₃*, Proterophragma (auch *pph*), Deutophragma und Tritophragma;
pk, Pleuralgelenkkopf der Pleuralleiste;
pl₁, Episternum;
pl₂, Epimeron;
pl, Pleuralplatte im Abdomen;
plf, Pleuralfurche;
plh (auch *pk*), Flankenhaut;
pph, Proterophragma;
pst, Parasternum im Abdomen;
s, Sporn am Tergalfortsatz *ta*;
st, Sternit;
sti, Stigma;
sp, »Hautfeld« im Flügel;
t, unpaariges tergales Mittelfeld;
t₁, paariges tergaletes Seitenfeld, insbesondere der gewölbte Teil desselben, vgl. *dt₁*;
t + t₁, Scutum;
t₂, Präscutum;
ta, Tergalfortsatz der Analgelenkplatte *d₂* (im Metathorax) mit Sporn *s*;
tb, mittlere tergalet Gelenkbucht;
th, Tergalhebel;

ti, Titillator;
tp, Postscutum;
tr, Tracheen;
tro, Trochanter;
ts, Tergalspalt;
tr, Präsegmentallamelle;
ua, unpaare Apophyse, epimerales Sternit, sternellum COMSTOCK;
v, Verbindungssteg der XIII. und IX. Ader im Hinterflügel;
O, »Mikrothorax«, zweites Maxillensegment;
I, Prothorax;
II, Mesothorax;
III, Metathorax;
I usw. römische Ziffern im Flügel bezeichnen die Adern, vgl. REDTENBACHER;
Ia, *Ila*, *IIla*, *IVa* usw. die Hinterleibssegmente: erstes Abdominalsegm. usw.

Muskulatur.

bm, sternale Beinmuskulatur;
d_{lm}, dorsale Längsmuskeln;
d_{em}, Dorsoventralmuskeln;
gm, Keimdrüsenmuskel;
ifm, Intersegmentalfaltenmuskel;
id_{em} und *is_m*, intersegmentale Dorsoventralmuskeln, erstere zum »Mikrothorax«;
ipm, intersegmentale Pleuralmuskeln im Abdomen;
im, Darumuskel;
pm, Pleuralmuskeln, Seitenmuskeln;
rm, Transversalmuskeln, Quermuskeln im Abdomen;
stm, Stigmenmuskel;
v_{lm}, ventrale Längsmuskeln;
xm, Apodem (*ap*) = Apophysenmuskel (*pac*).

Tafel XV und XVI.

Fig. 1. Vergr. 4 $\frac{1}{7}$ fach. *Gryllus domesticus*, erwachsenes männliches Tier, Seitenansicht (einfache Lupe). (Das Abdomen ist durch Quellung in Alkohol ein wenig zu groß, das Halsschild nur wenig zu klein genommen.) Der Hinterflügel ist abgetrennt, das Elytron erhoben. *I*, Prothorax; *II*, Mesothorax; *III*, Metathorax; *Ia*, *Ila*, *IIla* usw., Hinterleibssegmente; *gh*, weiche Gelenkhaut; *ti*, Titillator, Penis; *x*, Abbruchsrand des Hinterflügels am Gelenk; *cg^I*, Costalgelenk, mit Bezeichnung der Costalader *I*; *Iasti*, erstes Abdominalstigma; *C*, Kopf.

Fig. 2. Vergr. $10\frac{1}{4}$ fach. Chitinskelett in der ventralen und dorsalen Medianlinie aufgeschnitten und ausgebreitet, linke Körperseite vom Mesothorax bis zum vierten Hinterleibssegment. Äußere Ansicht. Die Bezeichnungsweise *Ia*, *IIa* ist sternal auf *I* und *II* abgekürzt. *a*, posttergale Spange des ersten Abdominaltergits; *Ia plh*, Flankenhaut des ersten Abdominalsegments. Vgl. hierzu Comstock 1902, Fig. 14, Sternite.

Fig. 3. Vergr. 13fach. Der Metathorax. Der ausgebreitete Flügel und seine Gelenke, das Metanotum, obere Ansicht. *v*, Verbindungssteg; *x*, unpaare Konvexfalte, Faltenrücken (vgl. Fig. 1, 2 und 3, Tafel XXIV, III. Teil).

Fig. 4. Vergr. 41fach. Das Flügelgelenk des Metathorax von unten gesehen, im Zustande des ausgebreiteten Flügels. Es ist die Flügelgelenkhöhle mit der Mittelgelenkhöhle *mh* sowie die Beziehung des oberen Pleuralrandes zum Gelenk sichtbar. Der Flügel ist am Analgelenkstück nach Bruch am Costalgelenk abgetrennt. *x*, Vorderende der vorderen Tergalplatte *a*₁, welches, bei ausgebreitetem Flügel nach unten und innen gedrückt, eine Vorwölbung der Flankenhaut innerhalb der Mittelgelenkhöhle, *mh*, darstellt; *y*, Abbruchrand des Flügels bis zu *f*₃ hin; *I* und *III*, die am Costalgelenk *cg* abgebrochene Costalis- und Radialisader; *ak*, durchscheinender, ins Innere eingesenkter Analgelenkkopf, welcher durch den an *p*₂ ansetzenden Muskel *pm*₇ herabziehbar ist. (Infolge nicht ausreichender Wiedergabe des naturgetreuen Originals ist besonders der Bezirk *d*₁, *d*₂, *p*₁, *p*₂ als etwas schematisiert aufzufassen.)

Fig. 5. (Hierzu vgl. Fig. 4.) Das Metapleurengelenk und Inneres der Mittelgelenkhöhle. Linke Seitenansicht von außen. Vergr. $43\frac{1}{4}$ fach. Das episternale Oberende bei *x*, die Episternalgelenkplatte *ep*, welche durch die Seitenmuskulatur herabgezogen werden. Der Pleuralgelenkkopf *pk* usw., welcher mit dem vorderen Pleuralbalken *a—c* des Mittelgelenkstücks *b*₁ artikuliert. Die Muskelansätze sind, weil andeutungsweise, zu klein gezeichnet (vgl. II. Teil Frontalschnitt Textfig. 11).

Fig. 6 (vgl. Fig. 3). Vergr. $4\frac{1}{7}$ fach. Der Hinterflügel, schematisch; mit Gelenk (zu vergleichen mit REDTENBACHER, *Gryllus campestris*, Taf. XI, Fig. 22). Die römischen Ziffern entsprechen der Aderbenennung REDTENBACHERS (1886), die arabischen Ziffern bedeuten die Fächerstrahlen der *XI*. Ader; -----, Konvexfalten; , Konkavfalten. Die *V*. Ader liegt wurzelwärts zugleich mit der *VI*. Ader tief konkav, als Hauptfalte zwischen der *I*. und *III*. Ader einerseits, der *VII*. Ader anderseits; *v*, Verbindungssteg; *sp*, sog. Hautfeld.

Fig. 7. Vergr. 68fach. Das Costalgelenkstück *cg*, d. i. die Wurzel der *I* + *III*. Ader, von hinten gesehen, nachdem die weichen vorderen Hautfalten und, am Hinterrande, das Mittelgelenkstück *b*₁ abgetrennt ist. Die äußerste, obere basale Endigung der Radialisader *III* ist abgetragen. Dies Stück ist unterseits in Fig. 4 von der dicken, unten vorspringenden Kante *cg*, *ak* sichtbar (die obere Seite vgl. in Fig. 3). <, Lage des distalen Endes der vorderen Tergalplatte *a*₁ (vgl. *x* Fig. 4). X X, Raum der Costalader *I*; X, Raum der Radialisader *III*; *br*, Chitinbrücke.

Fig. 8a u. 8b. Vergr. 31 bzw. 32fach. Die Analgelenkplatte des Hinterflügels *d*₁, *d*₂, *ta*. In Fig. 8a aus dem Zusammenhang samt Muskeln herausgerissen und von der äußeren Seitenkante gesehen; durchscheinend. In Fig. 8b frei präpariert und von oben gesehen wie in Fig. 8a der Pfeil andeutet. Vgl. hierzu Fig. 3 u. 4. Der Ansatz der beiden Muskeln *pm*₇ und *pm*₁₂ (dieser

in Wahrheit an *s* direkt angeheftet) ist zu sehen. *ta*, Tergalfortsatz der Analgelenkplatte; *s*, Sporn; *d*₁, vordere Analgelenkplatte; *d*₂, hintere Analgelenkplatte, das eigentliche Analgelenk; *x*, Raum der XIII. Ader; *h*, Ligament; *y*, Abbruchrand des Hinterflügels (Analwurzelfeldes *aw*) wie in Fig. 4.

Fig. 9 (vgl. hierzu Textfig. 1 und die Querschnittserie, III. Teil). Vergr. 23½fach. Das Metanotum, seine Beziehungen zum Gelenk und die Tergalplatten. Die weichen Zwischenhäute und Ligamente sind entfernt, abgesehen bei *a*₁. Die Muskelansätze sind durch Strichlinien (Ellipsen) angedeutet. (Nur die verstärkten Ränder und Teile der Chitinplatten sind braun getönt.)

Fig. 10. Das Mittelgelenkstück im Metathorax, frei präpariert, vgl. mit Fig. 18 *a, b, c*. Näheres über die Bezeichnungen vgl. im Text S. 327 ff.

Fig. 10 *a*. Vergr. 66fach. Ansicht von oben (vgl. Fig. 3); sehr schematisch, ohne weiche Häute. Die mittlere Dorsalfäche ist durchgebrochen. Von *af* bis *ghe*: vorderer, auf das Pleuralgelenk *pk* gestützter Pleuralbalken, welcher sich im Innern der Mittelgelenkhöhle *mh* befindet (vgl. Fig. 4); von *a*₁ bis *a*₂ + *b*₂ hinterer, epimeraler, mit der vorderen Epimeralplatte verbundener Pleuralbalken, welcher außen vortritt (vgl. Fig. 4); *x* Ansatzrand der vorderen Analgelenkplatte *d*₁.

Fig. 10 *b*. Vergr. 69fach. Ansicht von der Außenseite (vgl. hierzu Fig. 4 u. 5). Der Zusammenhang mit der vorderen Epimeralplatte *p*₁ und dem Pleuralgelenkkopf *pk* ist belassen. Bezeichnungen wie in Fig. 10 *a*.

Fig. 10 *c*. Vergr. 64fach. Ansicht von der Innenseite, an welcher im oberen Abbruchrande die mittlere Tergalplatte *b*₁ ansetzt. Gegenansicht von Fig. 10 *b*. Bezeichnungen wie in Fig. 10 *a*.

Fig. 10 *d*. Vergr. 53fach. Ansicht von unten; Gegenansicht von Fig. 10 *a*. Die hier nach oben gekehrte Unterfläche des Gelenkstücks wird in Fig. 4 (vgl. mit Fig. 10 *b*) in der Mittelgelenkhöhle *mh* sichtbar, *c*, *a*₁, *d*. Bezeichnungen wie in Fig. 10 *a*.

Die weichen Verbindungshäute sind in den drei letzten Figuren erhalten. Die Schraffierungslinien bedeuten Chitinverschmelzungen verschiedenen Grades, die punktierten Flächen perspektivisch freie Teile der Stücke.

Fig. 11 (nach SEMPER'schem Präparat). Vergr. 21fach. Der Mesothorax, der Deckflügel (mit Schrillleiste) und das Flügelgelenk in Ansicht von oben. Der Flügel ist in einer dem lebenden Tiere nicht möglichen Lage gespannt; das Analgelenk ist ausgerenkt. (Vgl. Fig. 17.) *t*, *t*₁, *t*₂, Teile des Tergits; *te* Präsegmentallunelle; *a*₁, *a*₂, *a*₃ Tergalplatten; *p*₁/*l*₁, *p*₂/*l*₂, *p*₃/*l*₃ der Deckflügel; *f* Costalfeldwurzelplatte, welche in Fig. 12 die obere Bedachung der innersten Mittelgelenkhöhle *mh* darstellt; *e*₁, *e*₂, *d*, *c* Analfeldwurzelplatten und Analgelenk; *h* Verbindungshaut; *b*₁, *b*₂ Mittelgelenkstück; *d*₁ vgl. mit *d*₁ in Fig. 3.

Fig. 12 (nach SEMPER'schem Präparat). Vergr. 24½fach. Der Mesothorax, der Deckflügel (mit Schrillleiste) und seine pleuralen Gelenkteile, die Achselhöhle und Mittelgelenkhöhle *mh*. Ansicht von der Seite und unten. Bezeichnung vgl. Fig. 11. Die Flügelhaltung weicht nicht erheblich von der beim Zirpen eingenommenen Stellung ab; nur ist alsdann die Unterfläche des Flügels nicht so sehr nach außen, sondern mehr nach unten und hinten gekehrt und das Präcostalfeld hängt seitlich herab. *ek* Gelenkkopf des Costalgelenks *cg*; *l* Verbindungsleiste; *p*_l die Pleuren; *h* Verbindungshaut; *a* hier der Hinterwinkel des Pleuralbalkens im Mittelgelenkstück (vgl. Fig. 18 *b*), der Vor-

sprung rechts darüber in der Mittelgelenkhöhle *mh* ist der Vorsprung bei *d* ebendort.

Fig. 13 (vgl. Fig. 12). Vergr. 33fach. Costalgelenk im Mesothorax und sein episternaler Anschluß von unten bzw. von der Außenseite gesehen (links). *plf* Pleurfurche; *m* innere lamellöse Chitinleiste; *pk* Pleuralgelenkkopf; *ek* episternaler Gelenkkopf; *ck* (Teil von *cg*) Costalgelenkkopf.

Fig. 14. Vergr. 44fach. Die Mesopleura von innen und hinten gesehen, um den im Hintergrund der Mittelgelenkhöhle befindlichen Pleuralgelenkkopf *pk* zu zeigen, welcher mit dem unteren Rande, Pleuralbalken Fig. 18 bei *a—c*, des Mittelgelenkstücks artikuliert. *l* Abbruch der Verbindungsleiste; *lp* Pleuralleiste, sonst vgl. Fig. 13 und allgemeine Tabelle; *x* die Mittelgelenkhöhle *mh*, in welche das Mittelgelenkstück *b*₁ eintritt. *pm*₁₁ und *pm*_{12, 13} die ungefähr bezeichneten Muskelansätze. Bezüglich der Muskelansätze vgl. mit Fig. 5.

Fig. 15 *a* und *b*. Das Costalgelenk *cg* im Mesothorax (vgl. Fig. 11 und 12, 13 und 14).

Fig. 15 *a*. Vergr. 44fach. Ansicht von der hinteren Kante nach Entfernung des Mittelgelenkstücks *b*₁ und nach Abtrennung des Analfeldes *f*₂ (vgl. auch mit dem gleichen Bezirk im Metathorax Fig. 7 z. B. die Querbrücke *br*). Bezeichnung wie vorher. *br* Querbrücke; *ck* Costalgelenkkopf; \times Mittelgelenkhöhle; *pk* Pleuralgelenkkopf; *l—2* Abbruchrand des Analfeldes *f*₂; *2—3* Abbruchrand des costalen Gelenkbezirks; *lp* Pleuralleiste.

Fig. 15 *b*. Vergr. 23fach. Ansicht der Deckflügelwurzel, besonders des Costalgelenks (*cg*) von oben. *a*₁ vordere Tergalplatte; bei \times ist die Costalwurzelplatte *f* weggelassen (vgl. Fig. 11).

Fig. 16 *a* und *b* (hierzu vgl. Fig. 11). Vergr. 41½ bzw. 30fach. Analwurzelplatten im Mesothorax, von oben gesehen. Fig. 16 *a* aus dem Zusammenhang gerissen; Fig. 16 *b* frei präpariert; *bra* Querbrücke; *hu* untere feinere Haut, welche zur Haut der Achselhöhle gehört (vgl. Fig. 12); *d*₂ hinteres Analgelenkstück, welches in Fig. 11 und 12 mit seinem medialen Ende *ak*, dem Analgelenkkopf, in die Rückenhaut eingesenkt ist; *ch*₂ Chitinsehnenplättchen; *p*₁, *p*₂ Epimeralgelenkplatten; *b*₂ hinterer Chitinzipfel von *b*₁, umgeklappt, von unten gesehen.

Fig. 17 (Präparat nach Kochen in Kalilauge). Vergr. 31fach. (Vgl. mit Fig. 11.) Das Mesonotum, das Mittelgelenk und die Tergalplatten. Ansicht von oben. *t*, *t*₁, *t*₂, *tv* Teile des Mesotergits; *ch*₁ und *ch*₂ Sehnenplättchen; *pph* rudimentäres Proterophragma; *pk* deutet die Lage des Pleuralgelenkkopfes mit den davon abgehenden Muskeln an; *a*₁, *a*₂, *a*₃ Tergalplatten; *b*₁, *b*₂ Mittelgelenkstück; *x* in *b*₂ die apicale Linie der gewölbten Oberfläche. Die Gelenkteile sind durchsichtig gedacht. Punktierte Flächen bedeuten faltenartige Einstülpungen, zwischen welchen und der darüber liegenden Fläche sich ein freier Raum befindet. In *b*₁ sieht man den Pleuralbalken durchscheinen, *a—c*, dessen vorderes Ende bei *c* die vordere Grenze der Mittelhöhle bezeichnet. Die Muskelansätze sind durch strichlinige Kreise angegeben, *pm*_{11, 12, 13} sind schematisch eingetragen.

Fig. 18. Das Mittelgelenkstück des Mesothorax *b*₁ von drei Seiten. Der mittlere Buckel ist in Fig. 18 *a* und Fig. 18 *b* abgetragen. S. 340.

Fig. 18 *a* (schematisch). Vergr. 44fach. Ansicht von oben (vgl. Fig. 11 und Fig. 17). *a—c* pleuraler Balken; *e—gf* die ihn verstärkende diagonale

Chitinsäule mit dorsaler Basis *gf*; *d—b* Abbruchsrand und Gelenkrand von *c*₁; *a* und *d* Chitinvorsprünge, welche die hintere Begrenzung der Mittelgelenkhöhle bilden und von der Unterseite Fig. 12 zu sehen sind; *d* und *e* Chitinvorsprünge, welche den doppelten Gelenkkopf von *fl*₁ zwischen sich aufzunehmen vermögen. Die Pfeile bedeuten die Gesichtswinkel für Fig. 18 *b* und *c*.

Fig. 18 *b*. Vergr. 72fach. Ansicht von der Seite, d. h. Ansicht der in der Mittelgelenkhöhle *mh* gelegenen Seitenwand (vgl. Fig. 12). *pl* vordere Epimeralgelenkplatte, eingesenktes, nach innen vorspringendes Faltenplättchen.

Fig. 18 *c*. Ansicht von der Innenseite (vom Körperinnern von der medialen Seite her).

Über den Thorax von *Gryllus domesticus*, mit besonderer Berücksichtigung des Flügelgelenks und dessen Bewegung.

(Ein Beitrag zur Vergleichung der Anatomie und des Mechanismus
des Insektenleibes, insbesondere des Flügels.)

Von

Friedrich Voß

aus Düsseldorf.

Zweiter Teil.

Die Muskulatur.

Mit 2 Schematabellen und 15 Figuren im Text.

Dieser Abschnitt handelt hauptsächlich von der Muskulatur der Hausgrille, deren Beschreibung und Vergleichung er enthält; da jedoch ein solcher Vergleich nicht ohne Rücksicht auf die Skeletteile geschehen kann, so wurden die Ergebnisse über das Thorakalskelett von *Gryllus* hinzugezogen, sowie bei der morphologischen Betrachtung des Thorax der Orthopteren jene älteren Autoren in Betracht gezogen, welche von Skelett und Muskulatur zugleich handeln.

Wie bereits im vorigen Abschnitt das Ziel der speziellen Kenntnis des Flügelgelenks zu einer Betrachtung des chitinösen Thorax überhaupt führte und zu morphologischen Vergleichen Anlaß gab, so stellte sich auch bei Untersuchung der Muskulatur des Flügelgelenks die Notwendigkeit heraus, zur Kenntnis der sämtlichen, auf den Flug etwa bezüglichen, zahlreichen Muskeln die gesamte thorakale Muskulatur in Betracht zu ziehen. Gleichfalls muß eine allgemeinere morphologische Vergleichsbasis gegeben sein, wenn mit den Angaben einer reichlich vorhandenen Literatur eine vergleichende Morphologie und Physiologie der Flugwerkzeuge, bzw. des Fluges auf Grund der Befunde bei *Gryllus* unternommen werden soll:

Zu einem Teil ist dies möglich auf Grund der bisherigen, mehr allgemeinen Kenntnis vom äußeren und inneren Skelett der Insekten, namentlich auch auf Grund der Aderuntersuchungen REDTENBACHERS

und ADOLPHUS in Verbindung mit den Untersuchungen AMANS' über die Flügelgelenke.

Hingegen erscheint auch, ungeachtet der genauen Darstellung AMANS', für die Muskulatur eine weitere Untersuchung vorteilhaft, welche sich auch auf die übrigen Segmente, insbesondere den Prothorax und »Mikrothorax« erstreckt, ganz abgesehen davon, daß die Morphologie des Chitinskeletts überhaupt einer Ergänzung seitens der Muskulatur bedarf.

Es fanden sich dabei einige noch unbeschriebene, spezielle Muskeln, welche in Verbindung mit dem Skelett zu einer eingehenden morphologischen Betrachtung veranlaßten. Erst im Vergleich mit dem gesamten Thorax ergeben sich für den Flügel von *Gryllus* interessante morphologische und mechanische Gesichtspunkte.

Ehe daher die Mechanik des Flügels in diesem Sinne betrachtet werden kann (Abschnitt IV), müssen die Angaben allgemein für den Thorax vorausgeschickt werden und morphologische Fragen zur Erörterung gelangen.

Die Untersuchungen haben vom Kopfe nur jene Muskeln berücksichtigt, welche als Nackenmuskeln in die Halshaut, das sogenannte »Nackensegment«, den »Mikrothorax« (VERHOEFF) und in den Prothorax hineinreichen. Die Hinterleibssegmente sind bis zum vierten untersucht; denn erst die Übereinstimmung mit diesem zeigt, daß das dritte Abdominalsegment typisch unveränderte Muskulatur besitzt, das erste und zweite Segment jedoch, entsprechend dem Chitinskelett, vom abdominalen Typus abweichen. Die nicht in den Thorax hineinreichenden Beinmuskeln sind nicht berücksichtigt.

Allgemeine Vorbemerkungen.

a. Geschichtliches über die Muskulatur¹.

Es ist mir nicht möglich, eine erschöpfende Darstellung hierüber zu geben, und ich führe die Literatur daher nur so weit an, als sie sich im Zusammenhang mit diesem Thema als nützlich erwiesen hat.

Das Ziel der Morphologie des Insektenthorax besteht darin, nicht nur eine vergleichende Anatomie der Skeletteile und eine solche der Muskulatur je für sich zu erhalten, sondern auch durch das Studium des biologischen Zusammenhanges beider Organsysteme eine Erkenntnis

¹ Die Literaturangaben beziehen sich auf das am Ende des IV. Teiles vorliegender Arbeit befindliche, zeitlich geordnete Bücherverzeichnis, auf dessen fortlaufende Zahlen außerdem ein alphabetisches Autorenverzeichnis hinweist.

der wechselseitigen Beziehungen derselben in morphologischem Sinne herbeizuführen. Es sind nur wenige Arbeiten, welche dieser Anforderung gerecht werden, da die Mehrzahl derselben entweder für eine spezielle Kenntnis des Thorax zu allgemein gehalten ist, oder nur eines der beiden Organsysteme unabhängig vom andern eingehender betrachtete. Solche Mängel weisen insbesondere neuere Arbeiten auf; sie haben jedoch den Vorzug der morphologischen Betrachtungsweise, welcher den älteren Arbeiten abgeht; letztere, welche häufig obiger Anforderung gerecht werden, indem sie den Zusammenhang beider Organsysteme betrachten, liefern daher mittelbar wertvolle Beiträge, sei es daß sich die Untersuchungen auf das ganze Tier oder nur auf Teile desselben beziehen.

Es soll nunmehr diese Literatur betrachtet werden, wie sie sich nach den einzelnen Abschnitten unsrer Darstellung zusammenstellt.

1) Die erste Arbeit, welche die Muskulatur der Insekten unter morphologischem Gesichtspunkte beschreibt, ist diejenige von LUKS (1883) über die Brustmuskulatur; er gibt an Vertretern sämtlicher Insektenordnungen eine vergleichende Übersicht über die Hauptmuskeltzüge.

Ziemlich gleichzeitig (1883—1885) fanden die vergleichend anatomischen Untersuchungen über Flugmuskeln im Meso- und Metathorax gleichfalls bei sämtlichen Insektenordnungen durch AMANS statt. Seitdem ist die Kenntnis der Insektenmuskulatur nicht erheblich gefördert worden, allerdings geben die mehr histologisch-entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen BREEDS (1903) eine eingehende Anatomie der Käfermuskulatur (*Thymallus*) und sind also, auch zumal durch ihre Bezugnahme auf STRAUSS-DÜRKHEIM, LUKS und AMANS, für die vergleichende Anatomie der Insekten wertvoll.

Die Arbeit von LUKS gibt eine Übersicht über die älteren Forschungen, mit Ausnahme der wichtigen, auch von v. LENDENFELD anscheinend übersehenen Arbeiten CHABRIERS (1820—22). Es sei auf diese Übersicht verwiesen.

Diese Arbeiten kommen also zunächst für die Morphologie des Thorax der Insekten in Betracht.

2) Von den Arbeiten über Muskulatur, welche außer jenen dreien in folgendem berücksichtigt werden müssen, ist a) zunächst bezüglich der Flügelmuskulatur folgendes zu sagen:

CHABRIER (1820—1822) hat die Hauptbedingungen der Flugfähigkeit bekannt gegeben und bei seinen Untersuchungen in allen Insektenordnungen, insbesondere für Libellen, Hautflügler und den Maikäfer,

genauen Aufschluß über den Gelenkmechanismus gegeben. Seine Untersuchungen an Orthopteren (*Aceridium*) gehen jedoch über allgemeine Angaben bezüglich der Anatomie nicht hinaus. Die Arbeiten von STRAUSS-DÜRKHEIM über den Maikäfer (1826), v. LENDENFELDS (1881) über Libellen und POLETAJEWS 1879/80 über Libellen und Schmetterlinge beziehen sich auf Anatomie, Mechanik — auf letztere nur mittelbar — und Physiologie des Flügels. Außerdem beschäftigt sich eine Anzahl von Autoren, z. B. PETTIGREW (1871) und MAREY (1869/72) (vgl. auch die Übersicht bei v. LENDENFELD) mit dem Fluge der Insekten in physiologischem Sinne, ohne auf Einzelheiten der Anatomie einzugehen; auf diese Literatur der Flugmechanik wird im Abschnitt III und IV zurückzukommen sein. Darstellungen über die gesamten flugmechanischen und physiologischen Ergebnisse finden sich bei GRABER (1877), LUKS (1883) und KOLBE (1891). Nach den umfassenden Untersuchungen AMANS (1885) dürfte eine ziemlich ausreichende Anschauung von der Flügelgelenkmuskulatur der Insekten möglich sein.

b) Über die Anatomie der Muskulatur des Thorax überhaupt geben Aufschluß:

GRABER (1877) für Orthopteren, Dipteren usw. auf Grund eigener Untersuchungen, LUBBOCK für die Ameise (1877/79/81), sowie, wie (unter 1) bereits gesagt, LUKS (AMANS [nur wenig]) und BREED. Diese Gruppe von Autoren, ausgenommen BREED und LUBBOCK, macht mit der gröberen, hauptsächlich Muskulatur bekannt; trotzdem sind die Angaben zu allgemein gehalten, um für eine eingehende Morphologie des Thorax wertvoll zu werden, zumal Einzelheiten des Skeletts unberücksichtigt gelassen sind. Die genannten Autoren, mit Ausnahme von LUKS und BREED, bevorzugen die Mechanik des Thorax, über welche wir nunmehr, zumal durch GRABER, eine ausreichende Kenntnis besitzen. Dem Forschungsgang dieser älteren und neueren Anatomen ist es auch zuzuschreiben, daß die Thoraxmuskeln, mit Ausnahme der des Flügels, mehr im allgemeinen bekannt sind und die Nomenklatur der Muskeln hauptsächlich eine physiologische ist.

Letzteres gilt gleichfalls für eine zweite Gruppe von Autoren, welche jedoch zudem Grundlagen zu einer sehr genauen, vergleichend-anatomisch verwertbaren Kenntnis der Thorakalmuskulatur — zum Teil im Zusammenhang mit dem Skelett — liefern und somit die Erkenntnis der Morphologie des Thorax fördern. Dies gilt hauptsächlich von STRAUSS-DÜRKHEIM (Maikäfer). Es sind in diesem Zusammenhang nochmals zu nennen: CHABRIER, AMANS, BREED, LUBBOCK und LUKS, und es wären damit jene Forscher genannt, auf welche

eine morphologische Betrachtung des Thorax hinsichtlich der Muskulatur stets zurückkommen wird. Wie wenig aber selbst LUKS eine allgemeine morphologische Würdigung der Gliederung des Insektenkörpers veranlaßt hat, zeigt die von KOLBE (1893) gegebene Darstellung. Daß neuere morphologische Arbeiten, z. B. VERHOEFF, den causalen Zusammenhang von Skelett und Muskulatur vernachlässigen, mag hier nebenbei erwähnt sein.

Für die abdominale Muskulatur liefert GRABER Untersuchungen allgemeiner Art. Spezielle Arbeiten sind die von STRAUSS-DÜRKHEIM und CARLET (*Apis*); die Mehrzahl sonstiger Untersuchungen betrifft die Hinterleibsspitze.

Ein neuer Versuch auf Grund neuer Tatsachen eine Morphologie des Thorax zu erreichen, würde es also besonders mit folgenden Arbeiten zu tun haben:

Bezüglich Skelett und Muskulatur: CHABRIERS über Hautflügler, Libellen und den Maikäfer; STRAUSS-DÜRKHEIMS, Maikäfer; V. LENDENFELDS über Libellen; AMANS'.

Bezüglich des Skeletts außerdem die oben (Teil I) genannte Literatur. Bezüglich der Muskulatur außerdem LUKS, BREED, CARLET und LUBBOCK.

Solche vergleichend anatomischen Untersuchungen bilden eine Aufgabe für sich, der ich mich hier nur für die Orthopteren unterziehen möchte und zwar auch nur ganz allgemein.

Es wird sich auf Grund eingehender, vergleichender Anatomie alsdann auch zeigen können, welchen Wert die zunächst ziemlich einseitig und äußerlich allein auf das Chitinskelett gegründeten Spekulationen über die Duplizität der Thoraxsegmente durch Vorsegmente (vgl. KOLBE), bzw. den »Mikrothorax« haben.

Thema: Die folgenden Untersuchungen an *Gryllus domesticus* sollen zunächst eine Vergleichung der einzelnen Segmente unter sich enthalten und dabei zugleich das bisher über Geradflügler Bekannte berücksichtigen. Es kommen hierbei folgende Arbeiten in Betracht:

GRABER (1877) und CHABRIER (1822) für Vertreter der Acridier; AMANS (1884/85) für Locustiden und Acridier; LUKS (1883) für *Locusta viridissima*.

Während ich auf die beiden ersteren Autoren erst am Schluß dieses II. Abschnittes zurückkomme, sollen die Angaben von LUKS und AMANS bereits an Ort und Stelle mit den Befunden bei *Gryllus* verglichen werden, was bei der verwandtschaftlichen systematischen

Stellung beider im Einklang mit den Ergebnissen von LUKS (S. 544, Absatz 2) angängig ist.

Dabei wird sich herausstellen, daß, falls die Untersuchungen von LUKS genau genug sind, die Muskulatur von *Locusta* eine vereinfachte ist gegenüber *Gryllus* und Coleopteren. Paläontologisch treten die Grylliden vor allen andern Insekten im Lias mit den Locustiden zugleich auf, während aus den vorhergehenden Erdperioden außer zahlreichen vermittelnden Orthopterentypen (nach ZITTEL) nur noch Blattiden bekannt sind. Alle diese Tatsachen berechtigen zu der Hoffnung, daß in *Gryllus*, trotz spezieller Organisationsverhältnisse, z. B. Grabbeine und trotz der im Flügel stattfindenden Rückbildung, eine geeignete Grundlage für morphologische Betrachtung der Insektenmuskulatur gewonnen sein könnte, zumal man allgemein in den so vielfach verschiedenen Gestaltungsverhältnissen bei Orthopteren und Neuropteren den Ausdruck verwandtschaftlicher Beziehungen zu den einzelnen »höheren« Ordnungen der Insekten sieht. Es liegt auch hier wieder insbesondere der Vergleich von *Gryllus* mit Coleopteren (vgl. S. 283) nahe.

b. Nomenklatur.

Bezüglich der Nomenklatur spricht sich LUKS folgenderweise aus: »Es sei bemerkt, daß ich die von BURMEISTER eingeführten Namen benutzt habe und, wo diese nicht ausreichten, bestrebt gewesen bin, entsprechende und im Ausdruck so allgemein als möglich gehaltene Bezeichnungen zu bilden, da ein und derselbe Muskel in den verschiedenen Ordnungen ganz andre Funktionen haben kann und deshalb ein Name, der, wie die meisten Benennungen BURMEISTERS die Lage und die Beziehungen zu den Skelettteilen weit weniger als die Wirkung hervorhebt, in vielen Fällen für den homologen Muskel einer andern Ordnung gar nicht paßt.«

Dem möchte ich mich anschließen und vorschlagen, die physiologische Bezeichnung der Muskeln durch eine topographische zu ersetzen, wozu LUKS bereits den Anfang gemacht hat. Es sei also die topographische Nomenklatur dieses Autors beibehalten, soweit es möglich ist und die physiologische Bezeichnung, soweit sie vorhanden ist, an die zweite Stelle gesetzt. Daß die Beibehaltung der nur physiologischen Bezeichnung verwirrend werden kann, zeigt das Beispiel der sternalen Beinmuskulatur, die im Prothorax summarisch als flexores coxae, im Mesothorax als extensores coxae

von LUKS bezeichnet werden mußte, während sie tatsächlich beiderlei Funktionen dient; ein doppelter Mißstand, wie sich zeigen wird (1)¹.

Es ergeben sich demnach folgende Änderungen. Die Begriffe *extensores* und *flexores coxae* verteilen sich auf die neuen: *Musculi pedales coxae*, Beinmuskeln; *Musculi laterales*, Pleuralmuskeln, Seitenmuskeln; *Musculi dorsoventrales*, Dorsoventralmuskeln.

Als *Musculi laterales* werden von LUKS sämtliche Dorsoventral- und Pleuralmuskeln bezeichnet. Da die Unterscheidung von Dorsoventral- und Pleuralmuskeln für die Orthopteren, also auch für sämtliche flügeltragende Insekten durchführbar ist und selbst im flügellosen Abdomen gegeben ist, so erscheint sie morphologisch berechtigt. Es mußten füglich die von LUKS als *extensores* oder *flexores coxae* bezeichneten Seitenmuskeln den Namen *Musculi laterales* bekommen und die bisherigen *laterales* als *dorsoventrales* bezeichnet werden, eine Einteilung, die sich mit der topographischen französischen vollkommen deckt.

In letzterer ist durch AMANS eine Einheitlichkeit herbeigeführt worden, so daß ich die ältere französische Nomenklatur nicht mehr zu berücksichtigen habe.

Leider hat BREED in seiner letzten Arbeit 1903 über *Thymallus* einige Neubezeichnungen z. B. *depressor tergi* im funktionellen Sinne fälschlich eingeführt; die Verbesserung dieses Fehlers muß späteren Forschern überlassen bleiben. Im übrigen hat er die alte, meist funktionelle Bezeichnungsart auf seine Befunde an *Thymallus* übertragen und wenigstens durch Vergleich mit den älteren Arbeiten die Namen homologer Muskeln zusammengestellt. In seiner Bezeichnung Lateral-dorsoventral-Gruppe scheint die oben erwähnte Unterscheidung angedeutet, jedoch durchaus nicht irgendwie durchgeführt.

BREED und AMANS werden an geeigneten Stellen in den folgenden Angaben stets herangezogen werden.

Es ergibt sich demnach die folgende Bezeichnungsweise; zugleich mögen allgemeine Angaben über die in den Tabellen, in den schematischen und bildlichen Darstellungen sowie über die zur Vereinfachung des Textes notwendigen allgemeingültigen Abkürzungen gemacht sein; es sind zu unterscheiden:

Musculus pronoti, *mesonoti*, *metanoti* (nach LUKS). Dorsaler Längsmuskel, in den Segmenten, *dlm*₁, *primus* = 1 usw., *muscles dorsaux* AMANS, CHABRIER, *antério-postérieur* Muskeln BREED.

¹ Diese fortlaufenden Ziffern beziehen sich auf den Nachtrag!

Musculus prosterni, mesosterni, metasterni (nach LUKS).
Ventraler Längsmuskel der Segmente, *vlm*₁, primus = 1 usw.

Musculus dorsoventralis, pro-, meso-, metathoracis.
Dorsoventraler Muskel *dvm*₁, primus = 1 usw., sofern er segmental ist; Musculi laterales LUKS, muscles sternali dorsaux AMANS, CHABRIER, oder auch, falls sie der Beinbewegung dienen, pédio-dorsaux, Muskeln der Lateral-dorsoventral-Gruppe BREED. Der intersegmentale Dorsoventralmuskel einfach als Musculus intersegmentalis, rotator pro-, meso-, metathoracis LUKS, *ism* pro-, meso-, metathoracis usw. Die in der Halshaut hypothetisch-intersegmentalen, in entgegengesetzter Richtung verlaufenden Dorsoventralmuskeln seien durch *idvm*₁ usw. unterschieden.

Musculus lateralis, pro-, meso-, metathoracis, Pleuralmuskel, Seitenmuskel, *pm*₁ = primus usw., bei LUKS jene als extensores, flexores alae, bzw. coxae und trochanteris bezeichneten Musculi laterales, muscles axillaires und latéro-dorsaux AMANS, Muskeln der Lateral-dorsoventral-Gruppe BREED.

Musculus pedalis, pro-, meso-, metathoracis, Beinmuskel, *bm*₁, primus usw., flexores, bzw. extensores coxae, trochanteris LUKS.

Für einzelne Muskeln seien besondere Bezeichnungen angewandt:

Musculus furcae dorsalis, pro-, meso-, metanoti (nach LUKS) ist besser furcae lateralis zu nennen, Gabelseitenmuskel, Zwischenmuskel zwischen Apophyse und Apodem, *zm*.

Musculus adductor lateralis, Intersegmentalfaltenmuskel, *ifm*.

Musculus stigmaticus, Stigmenmuskel, *stm*.

Musculus protractor intestinalis, Darmmuskel, *im*.

Musculus protractor ovarii, testis, Genitalmuskel, *gm*.

Die Zählung innerhalb der einzelnen Kategorien bezeichnet nicht die Zahl der in dem betreffenden Segmente überhaupt vorkommenden Muskeln, sondern drückt (von der irrtümlichen Ausnahme: *IIdvm*₇ und *IIdvm*₇ abgesehen, vgl. Tabelle S. 456) Homologien, mit Ausnahme der abdominalen Muskeln, deren Zählung für sich besteht, aus.

Die Thorakalsegmente sind durchweg mit römischen Ziffern bezeichnet: *I* Prothorax, *II* Mesothorax, *III* Metathorax. Die vor dem Prothorax befindliche Halsmuskulatur werde durch Null bezeichnet; es ist dies die Region des hypothetischen »Mikrothorax«, ein Name, der, sollte meine Deutung desselben zu Recht bestehen, als topographische Bezeichnung ohne morphologische Beziehung beibehalten werden könnte; es bezeichnet demnach z. B. *0vlm* den Musculus »microsterni« usw. Die Abdominalsegmente seien mit römisch *Ia*,

IIa usw. bezeichnet. Die Muskeln sind in der Beschreibung mit fortlaufenden Nummern versehen, deren gelegentliche Wiederholung im Text die Auffindung erleichtern wird.

Bezüglich der allgemeinen Situationsbilder für die Muskulatur sei auf die Abbildungen bei LUKS, Taf. XXII, Fig. 1—4 verwiesen.

c. Mechanik.

In Anbetracht der Kenntnisse, die wir bezüglich der Physiologie des Thorax durch genannte u. a. Autoren besitzen, ist die Mechanik nur nebensächlich und nur nach Maßgabe der morphologischen Gesichtspunkte berücksichtigt worden; ausgenommen die Mechanik des Flügels, welche im III. Teil ausführlicher behandelt ist. Die mechanische Bedeutung ergibt sich zum Teil ohne weiteres aus der Lage des Muskels; wo nicht, sind die Angaben anderer Autoren beigelegt oder durch eigne Versuche ergänzt. Die Mechanik des Beines ist von GRABER (1884/85), DAHL (1884) u. a. behandelt.

d. Technik.

Das makroskopische Präparationsverfahren richtete sich je nach der Lage der Muskulatur, wobei versucht wurde, isolierte Muskelzüge in verschiedenen Präparaten im Zusammenhange mit dem Skelett zu belassen. Außer dem von LUKS angegebenen Verfahren der medianen Halbierung wurden die Untersuchungen an horizontalen Halbierungsschnitten usw. wiederholt. Es ergab sich, daß trotzdem sehr kleine und schwache Muskeln von morphologischer Bedeutung leicht übersehen werden können; so sind die Abdominalmuskeln teilweise in innigem Zusammenhang mit dem Fettkörper und können schwer erkannt, bei Entfernung des Fettkörpers und der Tracheen leicht mitgerissen werden, ebenso im »Mikrothorax«.

Es wurde deshalb nicht nur die feinere, sondern auch fast die gesamte gröbere Muskulatur einer zeitraubenden mikroskopischen Untersuchung mittels der Schnittmethode unterzogen; es sind dabei zur Orientierung und zur sicheren Feststellung der Insertionspunkte zwei verschiedene Schnittrichtungen notwendig; ich benutzte den Querschnitt und den Frontalschnitt bei einem ausgewachsenen Männchen. (Über diese Technik siehe oben S. 278.)

Es fanden sich auf solche Weise noch einige neue Muskeln und ein Einblick in die Struktur der Muskeln. Es ist dabei zu beachten, daß infolge ungleicher Kontraktionszustände der Querschnitt stellenweise schräg ausfällt und die Hypodermis samt Muskulatur von der

Chitintenticula abgelöst ist. Ich habe versucht diese Übelstände nach Möglichkeit zu verbessern. Zur Feststellung der Anheftung eines Muskels ist genau auf die dort befindliche Umwandlung der Hypodermis zu achten.

Die Abbildungen von Frontalschnitten geben eine gute Übersicht über die Lagebeziehungen der Muskeln, besonders der Dorsoventralmuskeln, deren Lage zueinander eine wechselnde ist; außerdem über die Stärke und die Form der Muskeln.

e. Allgemeines über Form und Beschaffenheit der Muskeln.

Hierüber ist folgendes zu sagen: Die Bezeichnungen: Kräftig, stark (sehr kräftig) — mittelkräftig — schwach (sehr schwach) sollen nur allgemein orientierend sein und beziehen sich auf die Dicke; ausführliche Messungen wurden nicht vorgenommen. Untersuchungen hierüber, wie sie Roux (1883) für die Wirbeltiere gemacht hat, dürften von Interesse sein.

Für die Bezeichnungen quer-runde und platte Muskeln gibt es zahlreiche Mittelstufen. Besonders bei Exemplaren, welche in Alkohol längere Zeit aufbewahrt sind, ist zu beachten, daß bei reichlich gefülltem Darms eine unnatürliche Abplattung der Muskeln eintritt; es ist daher an frisch getöteten Tieren makroskopisch und auf Schnitten durch solche zu vergleichen.

Ferner ist zu unterscheiden zwischen parallelfaserigen und nach einem Ende konvergenten Muskelfasern.

Ein Muskel, besonders ein größerer, zeigt oft einen Zerfall in einzelne Bündel, sei es natürlicherweise oder infolge der Konservierung; besonders die Querschnitte zeigen eine solche Teilung. In der Regel geschehen die Teilungen durch große, eindringende Tracheenstämme und deren Verästelung. Diese sind zumeist unberücksichtigt gelassen. Mehrteiligkeit der Muskeln ist besonders dort angegeben, wo sie wichtig und etwa morphologisch begründet erschien, d. h. wenn solche zusammengehörige Muskelbündel eine längere Strecke völlig getrennt verlaufen, ohne daß Tracheen zwischengelagert sind; diese Dinge sind auf Querschnitten eingehend verfolgt worden; es betrifft meist die Längsmuskulatur, wo zuweilen schräge Faserpartien einen gekreuzten Verlauf zu den übrigen zeigen. Außerdem sind die sich wiederholt gabelnden, meist schwächeren, Muskeln zu erwähnen.

Weitere Beobachtungen an der Muskulatur, wie über das Verhältnis zum Skelett, über Histologie, sowie über die Hypodermis, sind dem Schluß der morphologischen Betrachtung angefügt. Abschn. H ff.

Infolge der Kongruenz der beiden symmetrischen Hälften des Körpers sind die Muskeln paarig mit Ausnahme des *lrm*₁; es ist dies als selbstverständlich voranzusetzen.

f. Einteilung des Stoffes.

Bei der Beschreibung der einzelnen Muskeln gehe ich segmentweise vor und beginne dabei mit dem Abdomen, da dessen Muskulatur bei aller Spezialisierung dennoch einem einfachsten Verhalten am nächsten steht, und wir sehen, daß die Differenzierungshöhe in den Segmenten, besonders im Thorax, eine kontinuierlich nach vorn fortschreitende ist, das Segment also des vorhergehenden zur Erklärung bedarf.

An die Beschreibung soll sich ein morphologischer Überblick über das betreffende Segment anknüpfen und eine Deutung des »Mikrothorax« versucht werden (Abschnitt B—F).

Darauf folgt eine zusammenfassende Übersicht über die Segmente und die Besprechung morphologischer Fragen (Abschn. G, S. 458).

Nach weiteren Angaben über Muskulatur, Hypodermis (Abschn. H bis L, S. 501—507) folgt ein Vergleich von *Gryllus* mit den Orthopteren im Anschluß an die Autoren (Abschn. M, S. 508) und zum Schluß die Zusammenfassung von Teil I und II.

A. Allgemeines über die Muskulatur.

Es ist beliebt, die Muskulatur der Insekten auf ein Schema zurückzuführen, wie es Anneliden zeigen. Ich möchte mich jedoch diesbezüglich mit einem Hinweis auf die Angaben früherer Autoren, LUKS' besonders, begnügen, da diese morphologisch doch von den Insekten sehr entfernten Articulaten eine Beurteilung für sich erfahren und nur zu weitläufigen, vorliegender, ja nicht entwicklungsgeschichtlicher Untersuchung ferner stehenden, wenn auch nicht uninteressanten Erörterungen Anlaß geben mußten.

Andre Wege der Differenzierung als bei Anneliden sind bei den Insekten befolgt. Da das für jene gültige Schema durchführbar ist, liegt es nachfolgenden Betrachtungen gleichfalls zugrunde; am nächsten steht ihm das Abdomen, ungeachtet eines besonderen Entwicklungsganges.

Die Muskulatur von *Gryllus domesticus* zerfällt in eine

segmentale und in eine intersegmentale. Zu einem Segmente gehört außer der segmentalen die nach hinten abgehende intersegmentale Muskulatur.

Zur Kategorie der intersegmentalen gehört die gesamte Längsmuskulatur, die dorsale *dlm*¹ und ventrale *vlm*²; ferner die intersegmentalen Dorsoventralmuskeln *ism*³; sie alle liegen medianwärts von den zur zweiten Kategorie gehörigen Muskeln.

Letztere sind die segmentalen:

vom Sternit zum Tergit führenden Dorsoventalmuskeln *dvm*, welche frei den Körper durchsetzen;

ihnen zum Teil ähnlichen, jedoch vom pleuralen Bezirk ausgehenden Pleuralmuskeln *pm* (Lucks' direkte Flügel- und Hüftmuskeln), welche als tergalpleurale von der Seitenwand zum Tergit, als sternalpleurale von der Seitenwand zum sternalen Randbezirk führen oder als intrapleurale ausschließlich der Seitenwand des Körpers angehören, oder — eine andre Unterscheidungsart — als episternale dem Episternum, als epimerale dem Epimeron zugewiesen sind. Sie alle können allgemein als compressores des Segments (*constricteurs du thorax* CHABRIER) bezeichnet werden, ungeachtet aller Spezialaufgaben;

speziellen Beinmuskeln, *bm*, welche vom Sternit und seinen Fortsätzen ausgehen.

Es kommen hinzu sonstige spezielle Muskeln.

B. Das Abdomen.

a. Einzelbeschreibung der Muskeln.

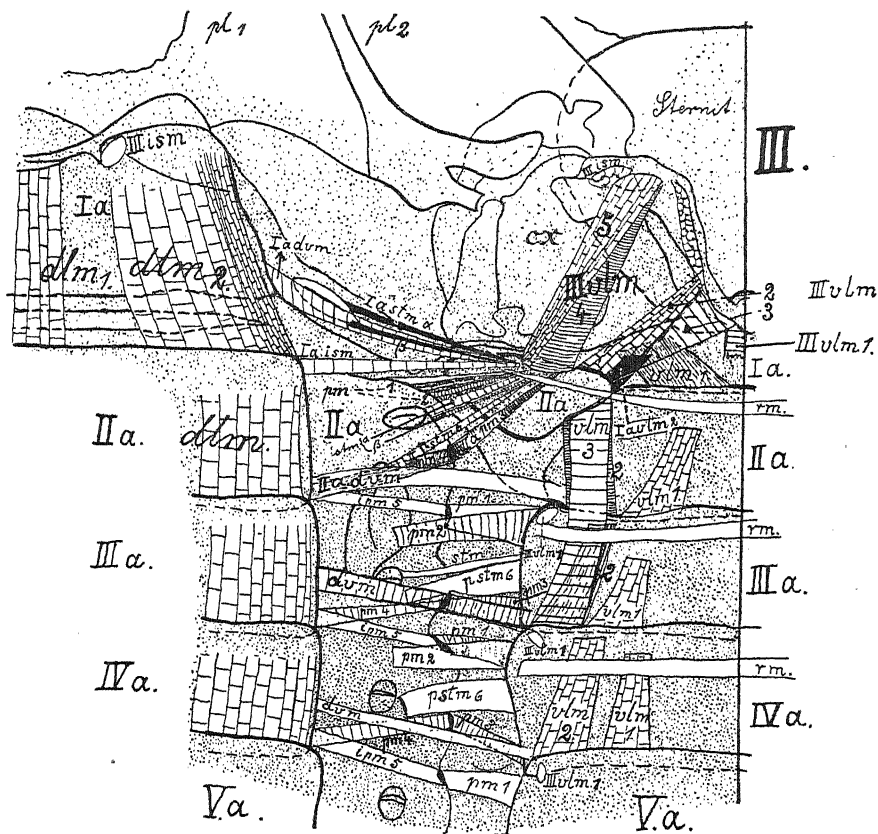
Das dritte und vierte Abdominalsegment (Textfig. 1 und Schema I).

Längsmuskeln.

1) *Musculus ventralis primus*, *IIIa* und *IVa*, *vlm*₁, intersegmentaler, medianseitiger, ventraler Längsmuskel, sehr platt, nach hinten divergierend, ziemlich breit. Er entspringt vorn im Sternit etwa mit Beginn des zweiten Drittels, etwas entfernt von der Medianlinie, setzt an am Vorderrande des vierten bzw. fünften Abdominalsternits und nähert die betreffenden Segmente einander, verbunden mit Krümmung des Abdomens nach unten.

¹ = Elevatores der Segmente }
² = Depressores der Segmente } beide zusammen als retractores.
³ = Rotatores der Segmente.

2) *Musculus ventralis secundus*, *IVa* bzw. *IIIa*, *vlm*₂, intersegmentaler, pleuralseitiger, ventraler Längsmuskel. Der Muskel gleicht dem vorigen, ist sehr platt, wird hinten kräftiger



Textfig. 1.

Muskulatur des Abdomens. (Vergr. 17½fach.) Vgl. Textfig. 7 im I. Teil. Als Ansicht der betreffenden ausgebreiteten Partien von der Innenseite her. *III*, Metathorax; Sternit, *ph*, Episternum; *pl*₂, Epimeron [Irrtum: die Bezeichnungen *pl*₁ und *pl*₂ müssen in der Figur vertauscht werden!]; *cx*, Coxa; *Ia*, *IIa*, *IIIa*, *IVa*, erstes, zweites, drittes, viertes Abdominalsegment; *IIIula*, *Iavim*, *IIavim* usw., ventrale Längsmuskulatur; die Ansatzstellen des *IIIvim* sind in den Vorderenden der Abdominalsternite frei gehalten; *Iadlm*, *IIadlm* usw., dorsale Längsmuskulatur; *Iapm*, *IIapm* usw., segmentale Pleuralmuskulatur; *ipm*, intersegmentale Pleuralmuskulatur; *Iadvm*, *IIadvm*, Dorsoventralmuskulatur; *vm*, Quermuskulatur; *ism*, intersegmentale Dorsoventralmuskulatur; *stm*, Stigmenmuskel; *pstm*, Parastigmenmuskel.

und ist länger als vm_1 . Er entspringt lateralwärts vom vorigen, im Seitenteile des Sternits nahe am Vorderrand und setzt verbreitert am äußersten Vorderrande des nachfolgenden Segmentes an. Er nähert gleichfalls die Segmente einander in der Ventralfläche und seitlich.

3) *Musculus dorsalis*, *IVa* bzw. *IIIa*, *dhm*, intersegmentaler, dorsaler Längsmuskel, zu einem platten Muskelbelag zusammengeordnete Fasern. Der Muskel entspringt in der ganzen Breite des Tergits nahe dessen Vorderrand und verläuft, sich erheblich verstärkend, an den Vorderrand des nachfolgenden Tergits. Die dorsalen Muskellagen sind kräftiger, als die mehr pleuralseitigen; der Muskel wirkt antagonistisch zu den Ventralmuskeln.

Quermuskel.

4) *Musculus ventralis transversus*, *IVa* bzw. *IIIa*, *rm*, segmentaler, ventraler Quermuskel, Transversalmuskel. Dieser histologisch atypische, schwache Muskel verläuft innerhalb des vorderen Drittels des Sternits und setzt beiderseits an im Vorderwinkel des Sternits; er verläuft demnach als innerster Muskel über die andern her, von der rechten Körperhälfte zur linken. Wenn überhaupt wirksam, vermag er die Wölbung des Sternits nach unten zu erhöhen.

Flankenmuskeln.

Atemmuskeln.

5) *Musculus dorsoventralis*, *IVa* bzw. *IIIa*, *dvm*, segmentaler Dorsoventralmuskel. Dieser schmale und platte Muskel entspringt inmitten des tergalen Seitenrandes und setzt am sternalen Seitenrande in der Fläche des Hinterwinkels an.

Dieser Muskel, sowie die folgenden Pleuralmuskeln dienen alle der Atmung und können als Atemmuskeln bezeichnet werden.

6) *Musculus lateralis primus*, *IVa* bzw. *IIIa*, *pm₁*, segmentaler, sternaler Pleuralmuskel. Der breite, platte Muskel entspringt an der vorderen Seitenkante des Sternits am Vorderwinkel und setzt etwas verschmälert in der tiefen, unter den Stigmen verlaufenden Einfaltung an winzigem Chitinplättchen an.

7) *Musculus lateralis secundus*, *IVa* bzw. *IIIa*, *pm₂*, segmentaler, sternalpleuraler Muskel. Der gleichfalls platte, oben etwas verschmälerte Muskel entspringt zugleich mit *pm₁*, an der vorderen sternalen Seitenkante, verläuft über ersteren, sowie die Flankenfalte hinweg im dritten Abdominalsegmente an die intersegmentale Pleuralplatte, an welcher er in der Höhe des Stigma vor diesem an kleiner Leiste ansetzt, im vierten Segment entsprechend in Flankenwulst.

8) *Musculus lateralis tertius*, *IVa* bzw. *IIIa*, *pm₃*, segmentaler, hinterer, sternalpleuraler Muskel. Er entspringt als

breiter, etwas zweiteiliger Muskel an der hinteren Seitenkante des Sternits, setzt verschmälert an dem hinteren winzigen Chitinplättchen in der Flankenfalte an.

9) *Musculus lateralis quartus*, *IVa* bzw. *IIIa*, pm_4 , segmentaler, tergalpleuraler Muskel. Der sehr dünne, parallel-faserige Muskel entspringt an der hinteren tergalen Seitenkante am Hinterwinkel, verläuft abwärts schräg nach vorn und setzt mit pm_3 zusammentreffend an gleichem Chitinplättchen an.

10) *Musculus lateralis quintus intersegmentalis* *IVa* bzw. *IIIa*, ipm_5 , intersegmentaler, tergalpleuraler Muskel. Gleichfalls sehr dünn und parallelfaserig, von gleichem Ursprung wie pm_4 , verläuft er schräg abwärts nach hinten an das vordere, winzige Chitinplättchen in der Flankenfalte des nachfolgenden Segments, wo er zugleich mit pm_1 ansetzt.

11) *Musculus lateralis sextus parastigmaticus*, *IVa* bzw. *IIIa*, $pstm_6$, ist ein segmentaler, mittlerer, sternalpleuraler Flankenmuskel, jedoch infolge seiner Beziehung zum Stigma als Parastigmenmuskel durch eine besondere Bezeichnung hervorzuheben. Er entspringt inmitten der sternalen Seitenkante, er ist breit und platt, setzt über die Flankenfalte weg und setzt an chitinös kenntlicher Stelle dicht unter und hinter dem Stigma, im dritten Hinterleibssegment von ihm schon etwas mehr entfernt, verschmälert an.

12) *Musculus lateralis stigmaticus*, *IIIa*, stm , segmentaler, sternalpleuraler Flankenmuskel, als Stigmenmuskel nur in Anbetracht seiner regelmäßigen Wiederkehr im Thorax gleichfalls besonders hervorzuheben, setzt direkt am unteren Vorderrande des Stigmas an. Er scheint im vierten Hinterleibssegmente zu fehlen.

Ersterer (11) ist physiologisch mehr pleuraler Natur, letzterer (12) echter Stigmenöffner.

Das zweite Abdominalsegment *IIa* (Textfig. 1 und 1a und Schema I).

Längsmuskeln.

13) *Musculus ventralis primus*, *IIa*, vlm_1 , intersegmentaler, medianseitiger, ventraler Längsmuskel, er entspringt an einem Chitinvorsprung und ist, wie Querschnitte zeigen, hinten etwas zweiteilig; er gleicht im übrigen völlig dem *IVa* bzw. *IIIa* vlm_1 .

Die beiden folgenden Muskeln haben zwar noch einen gewissen einheitlichen Zusammenhang vorn bewahrt, sind jedoch am besten getrennt zu halten.

14) *Musculus ventralis secundus*, *IIa*, vlm_2 , intersegment-

taler, pleuralseitiger, ventraler Längsmuskel. Der parallel-faserige, breite, ziemlich platte Muskel ist mittelkräftig, kräftiger als *vlm₁* und die bisherigen Muskeln, entspringt vom medialen Hinter-rande des parasternalen Schnüirstücks und setzt seitlich am Vorder-rande des dritten abdominalen Sternits an.

15) *Musculus ventralis tertius*, *Ila, vlm₃*, zweimal inter-segmentaler, pleuralseitiger, ventraler Längsmuskel. Der Muskel löst sich bei gleichem Ursprung und gleicher Form allmählich vom vorhergehenden und setzt am seitlichen Vorderrand des vierten Abdominalsternits an. Mit *Ila vlm₂* bewegt er das Parasternum und die Sternite gegeneinander.

16) *Musculus dorsalis*, *Iladbm*, intersegmentaler, dor-saler Längsmuskel, für welchen das zum vierten und dritten Abdominalsegment Gesagte gilt (3).

Quermuskel.

17) *Musculus ventralis transversus*, *Ila_{rm}*, segmentaler, ventraler Quermuskel, Transversalmuskel. Der schwache, platte, histologisch etwas atypische Muskel verläuft, als innerster Muskel über die andern hinwegsetzend, hinter dem Vorderrande des Sternits aus der einen Körperhälfte in die andre und setzt beider-seits im Parasternalplättchen *pst* an, nahe dem Vorderrande desselben und mehr pleuralseitig. Sonst vgl. bei Nr. 4, S. 368.

Flankenmuskeln.

Atemmuskulatur.

18) *Musculus dorsoventralis*, *Iladrm*, segmentaler Dor-soventralmuskel; der lange, platte, den bisherigen Dorsoventral-muskeln gleichende Muskel setzt, wie diese, in der Fläche des sternalen Hinterwinkels an, kommt jedoch von der hinteren Seiten-kante des Tergits nahe am Hinterwinkel.

Für diesen sowie die nachfolgenden Muskeln ist die Bewegung für die Atmung anzunehmen. Histologisch stehen sie dem atypischen Muskel nahe. Die nun folgenden sternalpleuralen Flankenmuskeln sind sehr schwach und haben auf die Bewegung des Parasternums *pst*, in dessen Vorderfläche sie entspringen, schwerlich Einfluß.

19, 20) *Musculus lateralis primus et secundus*, *Ilapm₁₊₂*, segmentale, sternalpleurale Flankenmuskeln. Die sehr dün-nen, oben ziemlich breit nebeneinander lagernden, unbestimmten Mus-kelfasern entspringen auf der seitlichen Fläche des Parasternums *pst*,

nahe dem Vorderrande und unterhalb *IIarm*, sie divergieren, in unbestimmte Gruppen unterscheidbar, an die vor dem Stigma befindliche Flankenfalte.

21) *Musculus lateralis tertius*, *IIapm₃*, segmentaler, hinterer, sternalpleuraler Flankenmuskel; er ist schwächer als der *IIapstm₆* (24), neben welchem er dicht einwärts entspringt; er verläuft nach hinten und oben an die Flankenfalte, in welcher er an einem winzigen Chitinplättchen ansetzt.

22) *Musculus lateralis quartus*, *IIapm₄*, segmentaler, tergalpleuraler Flankenmuskel und

23) *Musculus lateralis quintus intersegmentalis*, *IIaipm₅*, intersegmentaler, tergalpleuraler Flankenmuskel; für beide gilt das für die gleichen im dritten und vierten Abdominalsegment Gesagte, nur ist der mit *IIadv_m* gemeinsame obere Ansatz hervorzuheben.

24) *Musculus lateralis sextus parastigmaticus*, *IIapstm₆*, segmentaler, sternalpleuraler Flankenmuskel, Parastigmenmuskel, hier schon ohne Beziehung zum Stigma. Der schwache, jedoch von allen sternalen Pleuralmuskeln kräftigste Muskel entspringt dicht einwärts neben dem folgenden, verläuft schräg nach hinten über die Flankenfalte hinweg aufwärts zur intersegmentalen Pleuralplatte *pl*, an deren unterem Vorderrande er ansetzt. Zusammen mit *IIIapm₂* mag er auf die Stellung der Pleuralplatte und damit auf die Atmung von Einfluß sein.

25) *Musculus lateralis stigmaticus*, *IIastm $\alpha + \beta$* , segmentaler, sternalpleuraler Flankenmuskel, als doppelter Stigmenmuskel. Er entspringt dicht einwärts neben dem *IIapm₁₊₂* und wird sofort zweiteilig; die eine Partie, *IIastm α* , ist sehr dünn und setzt vorn am unteren Rande des Stigmas an; der noch schmalere zweite Teil *IIastm β* setzt in der Flankenfalte an, unterhalb und etwas hinter dem Stigma. In den Figuren ist der Muskel nur durch α und β bezeichnet, da er dem Verhalten der entsprechenden Muskeln im Thorax gleicht.

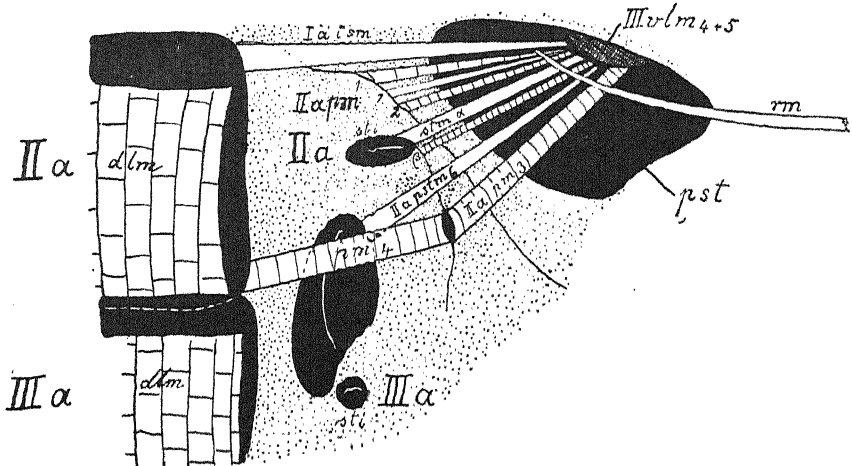
Das erste Abdominalsegment *Ia* (Textfig. 1 und 1a und Schema I).

Längsmuskeln.

26) *Musculus ventralis primus*, *Iavlm₁*, intersegmentaler, medianseitiger, ventraler Längsmuskel. Der platte und feine Muskel entspringt nahe am schrägen Vorderrande in der Seitenfläche des Sternits, verläuft platter und breiter werdend, sehr schräg

medianwärts an den Vorderrand des zweiten Sternits, in dessen ganzer Länge er ansetzt, so daß eine Strecke in der Medianlinie frei bleibt.

27) *Musculus ventralis secundus*, *Ia rlm₂*, intersegmentaler, pleuralseitiger, ventraler Längsmuskel; dieser relativ kräftige Muskel von ovalem Querschnitt entspringt gleichfalls im seitlichen Teil des ersten Sternits, seitlich des vorigen, etwas hinter und unter ihm; er verläuft unterhalb *III rlm₂₊₃* (35) an den Vorderrand der parasternalen Platte, an welchem er medianwärts dicht neben *III rlm₂₊₃* an der gegen das Körperinnere eingezogenen, d. h. von dem Seitenrande des zweiten Sternits überlagerten, Medianecke ansetzt.



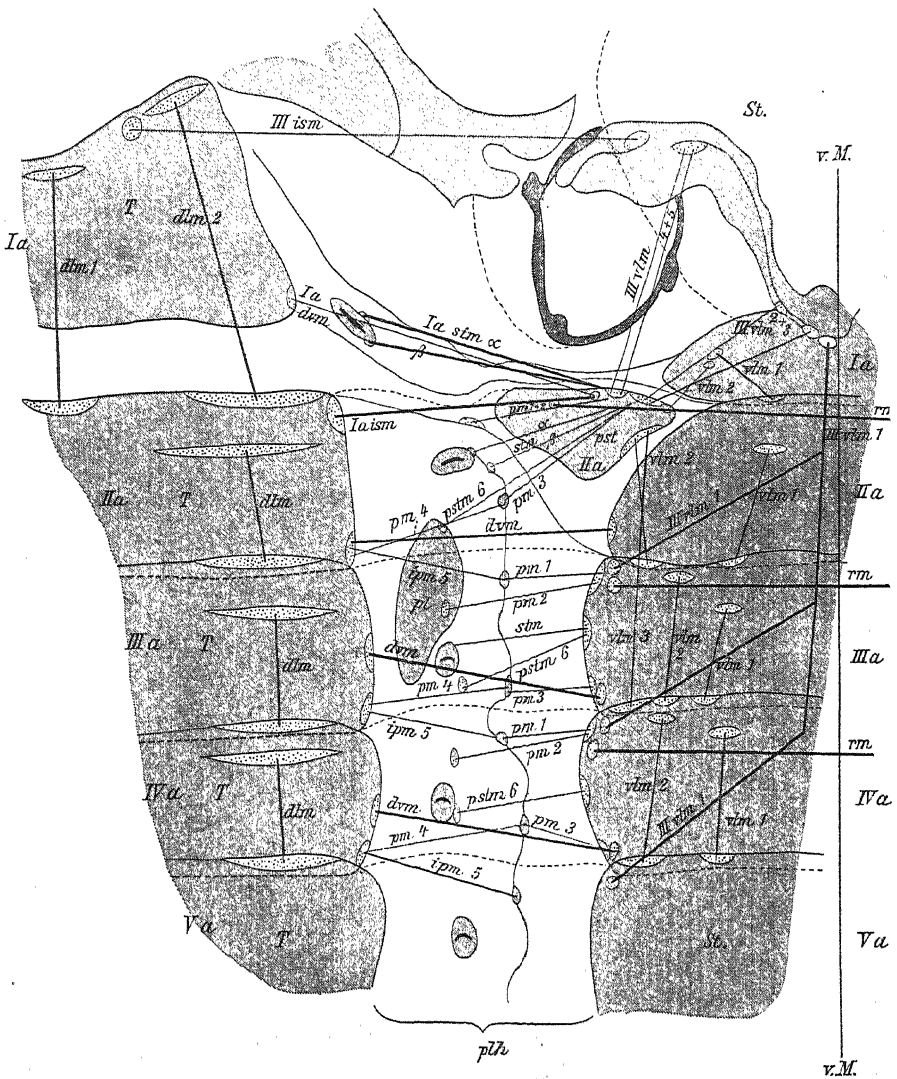
Textfig. 1a.

Flankenmuskeln des zweiten Abdominalsegments *IIapm*. Vergrößerte Sonderdarstellung des in Fig. 1 dargestellten Bezirkes (die Skeletteile sind hier schwarz gehalten, die weichen Häute sind punktiert). *III rlm₄₊₅*, es ist nur die Ansatzstelle dieses Muskels gekennzeichnet. Im übrigen vgl. Fig. 1 (der *IIa dm* und *IIa pm* sind fortgelassen). Vergrößerung 24/fach.

Die beiden Muskeln sind auf Querschnitten gefunden.

28) *Musculus dorsalis primus*, *Ia dlm₁*, intersegmentaler, medianseitiger, dorsaler Längsmuskel. Dieser völlig dorsale, platte Muskelbelag des Tergits beginnt am Vorderrande des Segments derart, daß die vorderen Teile der Fasern zwischen Tergit und dem demselben angedrückten Metaphragma eingeklemmt sind; in geradem Verlaufe nach hinten setzt der Muskel mit Übergehung der posttergalen Abgliederung *Ia sp* am nachfolgenden Tergit an. Die mediane Rückenlinie bleibt muskelfrei.

29) *Musculus dorsalis secundus*, *Ia dlm₂*, intersegment-



Innere Ansicht des Metathorax und Abdomens.

Schematische Darstellung der linken Seite zur Kenntnis der Muskulatur des Hinterleibes (vgl. Textfigur 1 und 1a).

T Tergit, *St.* Sternit, *v.M.* ventrale Medianlinie.

Die Muskeln sind durch gerade Linien gekennzeichnet, von denen — außer in Ia — die *dvm*, stärker gehalten, von den *pm* zu unterscheiden sind; die Größe der Muskelansatzflächen in den schraffierten Skeletteilen ist durch Punktierung angedeutet.

taler, pleuralseitiger, dorsaler Längsmuskel; er gehört als platter, breiter Faserkomplex deutlich gesondert dem Seitenteil des Tergits an, an dessen seitlicher Grenze der Muskel dicker und kräftiger wird und in dessen Fläche er nahe dem Vorderrande seitlich von *IIIism* entspringt; hinterer Ansatz seitlich vom vorigen.

Die dorsalen und ventralen Längsmuskeln sind wiederum Antagonisten.

Ein Quermuskel *vm* fehlt.

Flankenmuskeln.

30) *Musculus intersegmentalis* = *Musculus rotator abdominis*, *Iaism*, intersegmentaler Dorsoventralmuskel; der platte, unter mittelkräftige Muskel entspringt spitz am Vorderrande des Parasternums *pst*, seitlich der Mitte in der hier befindlichen Hautfalte, gut unterschieden von den Muskeln des zweiten Abdominalsegments; er verläuft, sich allmählich verbreiternd, aufwärts und setzt an der Vorderecke der tergalen Seitenkante am zweiten Sternit an. Funktionell wird der Muskel wohl weniger der Atmung als der intersegmentalen Verbindung dienstbar.

31) *Musculus dorsoventralis*, *Iadv*, segmentaler, dorsoventraler Muskel; entspringt spitz und schmal am Vorderrande des Parasternum *pst*, dicht vor dem vorigen Muskel, verläuft, sich allmählich verbreiternd, an die Seitenkante des ersten Tergits, wo er nahe der Hinterecke ansetzt.

32) *Musculus lateralis stigmaticus*, *Iastm* $\alpha + \beta$, segmentaler, sternalpleuraler Flankenmuskel, doppelter Stigmenmuskel; er entspringt am Vorderrande des Parasternum *pst*, in der Hautfalte zugleich mit den vorigen Muskeln sehr spitz und dünn; er teilt sich sofort in zwei schwache unterhalb, d. h. auswärts von *Iadv* verlaufende Faserbündel, deren eines α vorn, deren andres β hinten am Unterrande des ersten Abdominalstigmas ansetzt.

33) *Musculus protractor testis*, *gm*, Keimdrüsenmuskel oder Genitalmuskel. Dieser Muskel ist auf Längs- und Querschnitten am männlichen Imago wie am männlichen Nymphenstadium untersucht worden. Er entspringt an der kräftigen Leiste, in welcher das erste Abdominalsegment mit dem metascutalen Hinterrand zusammentrifft und zwar hinter, d. h. dorsalwärts vom dritten und vierten Längsmuskel des Metathorax, in einer Höhe, welche noch von der Wurzel des Anallappens des Flügels bedeckt ist; er

verläuft, allmählich absteigend und medianwärts tretend, an das Vorderende der Keimdrüse und begleitet das obere Ende des Vas deferens noch eine Strecke von der Mindestlänge eines Segments; er begegnet dem metathorakalen Intersegmentalmuskel *IIIism*, sehr dicht an dessen medialer Seite vorbeiziehend; der Querschnitt durch die Nymphe zeigte eine anscheinend bindegewebig hergestellte, kurze Verbindung mit dem dünnen Muskelbelag der vor dem Kaumagen befindlichen Darmwand. Eigentümlich ist die histologische Beschaffenheit des Stranges; sie äußert sich zunächst in der Struktur, sodann in der Reaktion auf Farbstoffe und zeigt dabei ein den atypischen, fibrillären Muskeln ähnliches Verhalten. Von seinem Ursprung bis etwa über die Stelle hinaus, in welcher er an die große in den metathorakalen dorsalen Längsmuskel *IIIldm₁* eintretende Trachee herantritt, zeigt der Strang typisch muskulösen Charakter; Querstreifung, wie sie bei dem atypischen Muskel *IIIldm₁* (bei WINKEL-Objektiv 7) deutlich wird, konnte nicht beobachtet werden; die einzelnen deutlich getrennten Fasern zeigen sehr feine Längsstreifung; die länglich-elliptischen bis rundlichen Kerne gleichen denen des metathorakalen *IIIldm₁*; sie stehen dicht gedrängt und treten an einem Querschnitt in großer, unregelmäßig zerstreuter Zahl auf; der Querschnitt zeigt außerdem feine, verstreute, gleich den Kernen stark hämatoxylingefärbte Punkte. Während die typischen quergestreiften Muskeln vorherrschend die Eosinfarbe annehmen, zeigt der Muskel gleich dem *IIIldm₁* eine Mischung von Eosin und Hämatoxylin, eine Eigenschaft, welche der in seinem weiteren Verlaufe sehr widerstandsfähige Strang beibehält. In der größeren hinteren Partie verliert der Strang seinen muskulösen Charakter. Eine Sonderung in Primitivbündel ist nicht zu erkennen; der Strang ist einheitlich, dicht und fein parallelfaserig geworden, mit dicht angeordneten, langgestreckten, schmalen Kernen. Bei dem Zusammentreffen mit der Keimdrüse divergieren die Fasern und umgeben das Vas deferens, welches durch die runden Kerne zu unterscheiden ist. Eine Verbindung direkt mit größeren Tracheen habe ich nicht wahrnehmen können. Pikrinfarbe nimmt der Strang hauptsächlich an seinem vorderen Ende an. Der histologische Bau gleicht vorn dem des Rückengefäßmuskels und dem des Musculus protractor intestinalis (133).

Es sind also 33 auf 3 Segmente verteilte Abdominalmuskeln vorhanden.

b. Morphologische Betrachtung der Abdominalmuskeln.

Das dritte und vierte Abdominalsegment (Textfig. 1 und Schema I).

Die der intersegmentalen Verbindung, der Verkürzung und der namentlich in vertikaler Linie möglichen Biegung des Hinterleibs dienende Längsmuskulatur ist am Tergit als gleichmäßiger Belag verteilt, während sie am Sternit eine bestimmte Teilung in ein mediales und ein laterales, ventralseitlicher Biegung dienendes Bündel erfahren hat, wobei letzteres entsprechend weiter vorn entspringt.

Die übrigen von einer Ringmuskulatur ableitbaren Quermuskeln zeigen den Unterschied, daß *rm*, der ventrale Quermuskel, dadurch, daß er selbst über die vom Metathorax kommenden Längsmuskeln innen hinwegsetzt, eine innere Ringmuskulatur andeutet, was für die übrigen bisher nicht angenommen wurde; allerdings erhält man im Abdomen keinen sicheren Anhaltspunkt für ein dem *rm* gegenteiliges Verhalten der *pm*. Abgesehen von einem Dorsoventralmuskel ist die übrige Seitenmuskulatur durch Ansatzpunkte in der Flankenhaut unterbrochen.

Tabelle I, für die Homologien in der Abdominalmuskulatur (hierzu Schema I).

| 4. Segment | 3. Segment | 2. Segment | 1. Segment |
|------------------------------------|-------------------------------------|---------------------------------------|-----------------------------------|
| <i>IVa vlm</i> ₁ (1) | <i>IIIa vlm</i> ₁ (1) | <i>IIa vlm</i> ₁ (13) | <i>Ia vlm</i> ₁ (26) |
| <i>IVa vlm</i> ₂ (2) | <i>IIIa vlm</i> ₂ (2) | <i>IIa vlm</i> ₂ (14) | <i>Ia vlm</i> ₂ (27) |
| — | <i>IIa vlm</i> ₃ (15) | — | — |
| <i>IVa dlm</i> (3) | <i>IIIa dlm</i> (3) | <i>IIa dlm</i> (16) | <i>Ia dlm</i> ₁ (28) |
| — | — | — | <i>Ia dlm</i> ₂ (29) |
| <i>IVa rm</i> (4) | <i>IIIa rm</i> (4) | <i>IIa rm</i> (17) | — |
| — | — | — | <i>Ia ism</i> (30) |
| <i>IVa dvm</i> (5) | <i>IIIa dvm</i> (5) | <i>IIa dvm</i> (18) | <i>Ia dvm</i> (31) |
| <i>IVa pm</i> ₁ (6) { | <i>IIIa pm</i> ₁ (6) { | <i>IIa pm</i> ₁₊₂ (19, 20) | — |
| <i>IVa pm</i> ₂ (7) { | <i>IIIa pm</i> ₂ (7) { | <i>IIa pstm</i> ₆ (24) | — |
| <i>IVa pstm</i> ₆ (11) | <i>IIIa pstm</i> ₆ (11) | <i>IIa stm</i> _α (25) | <i>Ia stm</i> _α { (32) |
| ? | <i>IIIa stm</i> (12) | <i>IIa stm</i> _β (25) | <i>Ia stm</i> _β { |
| <i>IVa pm</i> ₃ (8) | <i>IIIa pm</i> ₃ (8) | <i>IIa pm</i> ₃ (21) | — |
| <i>IVa pm</i> ₄ (9) { | <i>IIIa pm</i> ₄ (9) { | <i>IIa pm</i> ₄ (22) | — |
| <i>IVa ipm</i> ₅ (10) { | <i>IIIa ipm</i> ₅ (10) { | <i>IIa ipm</i> ₅ (23) | — |
| — | — | — | <i>gm</i> (33) |

Die von der Seitenkante des Sternits ausgehende sternalpleurale Pleuralmuskulatur ist eine doppelte vordere, deren vorderer Teil in der Flankenfalte selbst, deren hinterer Teil, über diese wegsetzend, im oberen Flankenwulst ansetzt, eine doppelte mittlere

über die Flankenfalte wegsetzende, deren vorderer Teil, ein unmittelbarer Stigmenmuskel im vierten Segment, nicht beobachtet ist, deren hinterer Teil dem Stigma benachbart ist; indem letzterer den vorderen Stigmenmuskel *stm* abgab, scheint im dritten Segment (vgl. Textfig. 1) der Anfang seiner Entfernung vom Stigma (vgl. im zweiten Segment) gegeben zu sein; schließlich eine einfache hintere, sternalpleurale Flankenmuskulatur.

Die tergalpleurale Flankenmuskulatur ist eine hintere; sie setzt nicht über die Flankenfalte nach unten hinaus. Will man in dem Zusammentreffen des intersegmentalen Muskels mit *pm*₁ auf einen ununterbrochenen intersegmentalen Dorsoventralmuskel schließen, so würde derselbe, vom Sternit zum Tergit des vorhergehenden Segments (vgl. später beim »Mikrothorax«) ziehend, ein von dem gewöhnlichen *ism* abweichendes Verhalten zeigen; auch im Zusammentreffen des *pm*₄ mit *pm*₃ würde alsdann mitsamt dem Dorsoventralmuskel *dvm* ein Hinweis auf eine interessante Differenzierungsweise der Flankenmuskulatur gegeben sein.

Die gesamte Quermuskulatur dient der Kompression des Leibes, welche, abgesehen von der Atmung, auch (nach CHABRIER) zur Flugbewegung erforderlich wird. Ob *pm*₂ in bezug auf die intersegmentale Pleuralplatte eine besondere Aufgabe zufällt, ist unwahrscheinlich; von dem »eigentümlichen« von LANDOIS (1872) beschriebenen »Organ« habe ich nichts weiteres bemerkt, als bisher beschrieben ist (2).

Das zweite Abdominalsegment (Textfig. 1 und 1a und Schema I).

Die abgeänderte Muskulatur steht in innigem Zusammenhang mit der Umwandlung im Chitinskelett, welche bedingt ist durch den engen Anschluß der beiden ersten Abdominalsegmente an den Metathorax sowie, abgesehen von der Insertion der Coxen, durch die zunehmende Höhe der Pleuralregion in letzterem. Das Abdomen verliert hier seine Bedeutung für die Atembewegung, indem die Flankenhaut, je näher sie den Metapleuren steht, um so weniger bewegungsfähig wird; der mechanische Gesichtspunkt für die Muskulatur wird der einer erhöhten intersegmentalen Verfestigung, Umwandlungen, welche sich im zweiten Abdominalsegment allmählich vollziehen.

Die dorsale Längsmuskulatur bleibt unverändert. Auch im Sternit würden wir in der Gegenwart der bekannten zwei intersegmentalen Längsmuskeln unveränderte Dinge auffinden, wenn nicht der pleuralseitige Längsmuskel der Abtrennung des Parasternums

nach vorn gefolgt wäre und einen Teil seiner Fasern an das vierte Sternit weitergehen ließe. Zugleich mit *III avl_{m2}* ist hier auf einen hypothetisch annehmbaren primären Zustand hingewiesen, in welchem Längsmuskeln ungeachtet der Segmentierung den Körper durchziehen und von welchen ein Teil zwar der Segmentierung des Körpers gefolgt ist, ein anderer Teil jedoch nach Maßgabe physiologischer Wirkung sich als Rest erhalten, bzw. in selbständiger Weise weiterentwickelt hat. Der Metathorax wird (34) weitere Beweise dafür geben. Mechanisch wird diese relativ kräftige Muskulatur durch den antagonistischen Ansatz der metathorakalen Längsmuskulatur am freibeweglichen Parasternum verständlich.

Die Abtrennung des Parasternums *pst* ist für die tergal-pleurale Flankenmuskulatur ohne Einfluß geblieben. Die gesamte sternale Flankenmuskulatur ist hingegen im unteren Ansatz mit dem Parasternum nach vorn verschoben. Der hinterste derselben *II apm₃* ist durch sein Zusammentreffen mit *II apm₄* gekennzeichnet. Der Ansatz am Stigma kennzeichnet weiter vorn einen Muskel *stm α* als homolog dem Stigmenmuskel *stm* der bisherigen Segmente, der andre, bereits in der Flankenfalte endigende Muskel *stm β* ist eine Neubildung und zum Stigmenmuskel *II astm α* hinzuzurechnen. Der zwischen diesem und dem *pm₃* befindliche, hoch über der Flankenfalte an der Pleuralplatte ansetzende Muskel entspricht am ehesten dem im dritten und vierten Segmente als *pstm₆* bezeichneten Flankenmuskel; waren dort seine Beziehungen zum Stigma schon keine direkten, so hat er sich hier vom Stigma weit entfernt, vgl. S. 376; dem entspricht die Zweiteilung nun wiederum des Stigmenmuskels. Die vor dem Stigma ansetzenden Muskeln, ein mehrfaseriger, unbestimmt gesonderter Komplex, sind rudimentärer Natur; die scharfe Sonderung der Flankenhaut durch die Flankenfalte verläuft unbestimmt in eine anders gefaltete Flankenhaut; in dieser vom festen Thorax bereits abhängigen Region und bei dem Mangel der vom ersten Abdominalsegment kommenden tergalen Flankenmuskulatur wird die Atemmuskulatur fast oder ganz funktionslos; die Muskeln stellen daher die beiden vorderen Flankenmuskeln der bisherigen Segmente vor.

Allein der untere Ansatz des Dorsoventralmuskels ist der Verschiebung nach vorn nicht gefolgt; die Verlegung des oberen Ansatzes an die Hinterecke des Tergits trifft zusammen mit dem Auftreten eines intersegmentalen Dorsoventralmuskels *Ia ism* im ersten Abdominalsegment; hierin liegt ausgedrückt, daß der bisher in der

tergalen Seitenmitte angreifende einheitliche Muskelzug in zwei, vorn bzw. hinten ansetzende, Teilkräfte zerlegt worden ist.

Es läßt sich demnach eine der typischen Abdominalmuskulatur homologe Muskulatur nachweisen; die Reduktion äußert sich nur in Verschiebungen bzw. im rudimentären Verhalten der sternalen Flankenmuskeln.

Physiologisch erscheint die Parasternalplatte *pst* als Zentrum allseitig antagonistisch angreifender Muskelzüge. Die gegen den Thorax ohnehin geringe Bewegungsmöglichkeit des Hinterleibes wird infolge festen Anschlusses des ersten Abdominalsegments an den Thorax nach Möglichkeit im zweiten Abdominalsegment angestrebt. Es braucht hier wohl nicht näher ausgeführt zu werden, wie das Parasternum durch das Verhalten der Muskulatur allein zur Gentige als morphologisch sternale Bildung gekennzeichnet ist.

Alle noch übrig bleibenden vorderen Abdominalmuskeln sind demnach auf das erste Hinterleibssegment zu beziehen.

Das erste Abdominalsegment (Textfig. 1 und Schema I).

Das Segment ist dorsal mit dem Thorax fest verbunden, im ventralen Bezirk reduziert. Die Pleurenregion ist im oberen, dem Tergit angeschlossenen Teile erhalten, unten mitsamt dem dem Parasternum entsprechenden Bezirk infolge des Ansatzes der Hintercoxa auf eine schmale Hautfalte verdrängt und rückgebildet (vgl. S. 303 u. 311).

Eine Flankenmuskulatur fehlt daher, soweit sie nicht als Stigmenmuskel *Iastm* α ß dem *IIastm* α ß homolog, einen besonderen Zweck erfüllt; die Transversalmuskulatur *rm* fehlt. Die Reste der Flankenmuskulatur sind physiologisch in den Dienst des 2. Segments getreten und setzen dicht am Vorderrande des Parasternums *pst* an.

Es sind dorsoventrale Muskeln, welche durch ihre untere Insertion entfernt vom Sternit *Iast* einen der Bildung des Parasternum analogen entwicklungsgeschichtlichen Vorgang auch hier voraussetzen lassen und einen vor dem ventralen Quermuskel *IIarm* befindlichen, von der Flankenmuskulatur des zweiten Segments wohl unterschiedenen unteren Ansatzbezirk haben. Auch hier geschieht also die notwendige Verbreiterung der Flanke aus dem sternalen Bezirk heraus. Der segmentale Dorsoventralmuskel *Iadv* *m* hat sich in der im zweiten Segmente typischen Weise erhalten; er sowohl, wie der intersegmentale Dorsoventralmuskel sind zur Erhaltung der Verbindung zwischen dem, sich voneinander entfernenden, Tergit und Sternit notwendig. Der intersegmentale Muskel *Iaism* ist für das Abdomen

neu; es ist in ihm ein Hinweis enthalten auf die im Thorax für diesen, dort typischen Muskel gültige physiologische Aufgabe. Sie besteht hauptsächlich, im Zusammenhang mit der angestrebten intersegmentalen Beweglichkeit, der Lockerung der Dorsalhaut zwischen dem ersten (*Ia*) und zweiten (*IIa*) Tergit, in einer, wenn auch noch nicht erheblichen Funktion des Muskels als Dreher, Rotator. Da durch die Ausbildung der Flügel der Anschluß des ersten Abdominalsegments an den Thorax bedingt ist, so ist für diesen Muskel eine geringe Reduktion annehmbar; der *IIIism*, als Rotator funktionslos, blieb allerdings erhalten. Dieser Gesichtspunkt, sowie der kenntliche untere Ansatz verbieten es, den Muskel für einen segmentalen Dorso-ventralmuskel im zweiten Abdominalsegmente zu halten.

Der Beweglichkeit des Bezirkes entspricht es gleichfalls, daß die dorsale Längsmuskulatur unter Bildung eines kräftigen Seitenmuskels zweiteilig wurde. Die ventrale Längsmuskulatur zeigt typischen Bestand; allerdings ist der vordere Ansatz des medianseitigen Muskels seitlich verschoben und der hintere Ansatz von *Iavlm₂* ist der Ablösung des Parasternum gefolgt, vorn aber — anders als *IIavlm₂* — an alter Stelle geblieben.

Die Muskeldifferenzierung im ersten Abdominalsegment geht demnach als eine reduzierte auf einfachste Verhältnisse zurück, so daß sie ohne Bedenken auch der thorakalen Muskulatur zugrunde gelegt werden kann. Die Unterschiede der abdominalen und thorakalen Muskulatur beruhen in der Ausbildung einer Pleuralmuskulatur, die hier wie dort eigne Wege einschlägt, und welche in der einen, abgesehen vom Stigmenmuskel, nichts mit der andern weiter Gemeinsames hat.

C. Der Metathorax *III* (Textfig. 1 und Schema I und II).

(Der Vergleich der Muskeln mit *Locusta* AMANS' geschieht naturgemäß erst im Mesothorax, vgl. Bemerk. S. 508, Kap. M.)

Die Muskelansatzstellen vgl. auch Fig. 5, 8, 9, Taf. XV.

a. Einzelbeschreibung der Muskeln.

Die Längsmuskulatur.

34) *Musculus metasterni primus*, *IIIvbm₁*, intersegmentaler, medianpaariger, ventraler Längsmuskel; er ist parallelfaserig, mittelstark im Anfang und vorn etwas breit, hinten ziemlich platt. Der Muskel entspringt nahe der Medianlinie an der Wurzel der Metapophysengabel *pa* an deren Unterfläche in tiefem Ansatz,

verläuft schräg auswärts nach hinten; innerhalb des zweiten Segments im Abdomen gibt er zum ersten Male einen Ast ab; dieser Ast setzt in der Fläche der Vorderecke des dritten Sternits an; einen zweiten Ast entsendet der Muskel an die Vorderecke des vierten Sternits und endet selbst an der Vorderecke des fünften Sternits schräg ansetzend; die wenig präzisen Muskelansätze in der Fläche des Sternits — nicht an der Kante desselben — dürfen wohl als ein Zeichen funktioneller Minderwertigkeit des Muskels angenommen werden; desgleichen die Art der Verzweigung und der wenig straffe Verlauf der Fasern. Die Kontraktion des Muskels verkürzt das Abdomen ventralseitig über fünf Segmente.

35) *Musculus metasterni secundus et tertius* (Textfig. 1), *IIIvlm₂₊₃*, intersegmentaler, medianwärts gelegener, ventraler Längsmuskel.

Dieser parallelfaserige, etwas abgeplattete, kräftige Doppelmuskel entspringt an der Metapophysengabel direkt über dem Ansatz des vorigen Muskels und außerdem noch etwas weiter distalwärts am Hinterwinkel, zum Teil auf der oberen Apophysenfläche. Er verläuft oberhalb des vorigen schräg seitlich nach hinten und setzt an der medialisseitigen Vorderkante der Parasternalplatte des zweiten Abdominalsegments an. — Außer der makroskopischen Präparation zeigt noch deutlicher die mikroskopische Untersuchung, daß der Muskel doppelt ist; es ist ein getrennter Ansatz und Verlauf der Faserbündel zu beobachten; der senkrechte Schnitt durch den einen trifft die Fasern des andern schräg. Die beiden Muskeln sind umeinander gedreht und zwar so, daß das im allgemeinen quer-rundliche untere Bündel *vlm₃* hinten früher und etwas medianwärts ansetzt als das im allgemeinen flache, obere *vlm₂* und zudem, vorn auswärts neben dem oberen hervortretend, noch etwas weiter distal an die Apophyse angeheftet ist.

[Die schematisierte Textfig. 1 zeigt vereinfachter Darstellung halber diese Einzelheiten nicht genau.]

36) *Musculus metasterni quartus (et quintus)*, *IIIvlm₄₊₅*, intersegmentaler, lateralseitiger, ventraler Längsmuskel.

Der kräftige, abgeplattete, zweiteilige Muskel entspringt in der Mitte der oberen, d. i. hinteren Fläche der Metapophysengabel nahe der Oberkante, verläuft seitwärts nach hinten über den zweiten Beinmuskel hinweg an die Vorderkante des Parasternums im zweiten Abdominalsegment, in deren Mitte er dicht neben dem vorigen Muskel ein wenig verbreitert ansetzt. — Die mikroskopische Untersuchung

zeigt ähnlich wie bei dem vorigen zwei gesonderte, schräg zueinander verlaufende Fasergruppen, eine obere *IIIvIm*₅ und eine untere *IIIvIm*₄, so daß dieser Muskel als Doppelmuskel aufgefaßt werden kann.

Die gesamte ventrale Längsmuskulatur zieht den Hinterleib gegen den Metathorax ein und beugt, wenn die dorsalen Antagonisten *IIIIdm*₃ und ₄ in Ruhe bleiben, den Hinterleib nach unten; sie kann daher als »depressores abdominis« bezeichnet werden.

37) *Musculus metanoti primus*, *IIIIdm*₁ (bei LUKS Fig. 1 *mt*), intersegmentaler, medianpaariger, dorsaler Längsmuskel.

Der große, breite und platte Muskel liegt dem Metanotum entsprechend dem angedrückten Metaphragma platt an; er entspringt am medialen Rande des Mesophragmas und setzt, dem gerundeten Hinterrande des Metaphragmas genau angepaßt, an. Ein großer, am hinteren Ende herantretender und mitten in den Muskel eintretender Tracheenstamm macht ihn scheinbar zweiteilig, worin keine morphologische Verdoppelung gesehen werden kann.

Die histologische Beschaffenheit kennzeichnet ihn als fibrillären Muskel; Schnitte lassen eine Querstreifung, wenn auch nicht sehr scharf, so doch mit Sicherheit erkennen; Zupfpräparate zeigen dünne, schwach quergestreifte Fibrillen bei starker Vergrößerung, sowie einen großen Tracheenreichtum. Bei Doppelfärbung wird Eosin vom Hämatoxylin fast ganz unterdrückt.

Funktionell ist der Muskel CHABRIERS Flügelsenker (*abaisseur*) und Erweiterer (*dilatateur*) des Thorax; er könnte als Antagonist der Dorsoventralmuskeln wirken. Eine wirkliche Funktion im Sinne der Aufwölbung des Tergits ist für *Gryllus domesticus* zweifelhaft.

38) *Musculus metanoti secundus*, *IIIIdm*_{1a}, intersegmentaler, medianpaariger, dorsaler Längsmuskel.

Der schwache und platte Muskel entspringt am Vorderrande des ovalen scutalen Mittelfeldes, verläuft selbständig frei über dem vorigen, nach hinten schmaler und schwächer werdend, bis etwa in die Mitte des Postscutums, wo er in enger Anlehnung an *IIIIdm*₁ allmählich schwindet; Schnitte erweisen auch ihn als fibrillären Muskel.

39) *Musculus metanoti tertius*, *IIIIdm*₃, intersegmentaler (lateral), seitlich-dorsaler Längsmuskel.

Der schwache, wohlbegrenzte Muskel entspringt nahe beim zweiten Dorsoventralmuskel (43) an der seitlichen Vorderrandsleiste des scutalen Mittelfeldes, verläuft lateralwärts nach hinten und setzt an der Grenze des postscutalen Seitenfeldes und seitlichen ersten Abdominaltergits an der Vorderrandsleiste des letzteren an.

40) *Musculus metanoti quartus, IIIIdm₄*, intersegmentaler, seitlich-dorsaler, postscutaler Längsmuskel.

Der fast mittelkräftige Muskel von ovalem Querschnitt entspringt im seitlichen Metascutum an dem Vorsprung, welcher die dritte Tergalplatte stützt, verläuft nach unten und hinten sich verbreiternd, dem Tergit angedrückt, mit schwächeren Begleitfasern, so daß er im Querschnitt platt mit verdicktem Oberrand erscheint; dabei konvergiert er mit dem vorigen an die Vorderrandsleiste des seitlichen Abdominaltergits, also pleuralseitig und unterhalb des vorigen Muskels herabreichend.

Diese beiden Muskeln 39 und 40 können als pleuralseitige dorsale Längsmuskeln zusammengefaßt werden; sie dienen der intersegmentalen Verbindung und Beweglichkeit, welche, wie Fig. 9 zeigt, sich im seitlichen postscutalen Hinterwinkel *hm* restweise erhalten hat; so können sie auch als *Protractores abdominis laterales* bezeichnet werden. (Sie wurden auf Querschnitten gefunden.)

Die Dorsoventralmuskulatur.

41) *Musculus intersegmentalis metathoracis, IIIism*, intersegmentaler Dorsoventralmuskel.

Der mittelkräftige, parallelfaserige Muskel entspringt am oberen verbreiterten Ende der Metapophysengabel auf der hinteren Fläche an der Oberkante, dort wo die Apophyse in zwei Lamellen auseinandergeht, dicht neben *IIIvbm₄₊₅* (36), verläuft nach hinten und oben an den medialen Vorderwinkel des seitlichen abdominalen Tergits und setzt hier an der kurzen Chitinleiste an.

Seine funktionelle Aufgabe muß sich auf die Annäherung des Tergits zum Sternit beschränken, denn die ihm zufallende Rolle des *Rotator abdominis* ist in Anbetracht der Verwachsung des abdominalen Tergits höchstens in nur sehr beschränktem Maße annehmbar.

42) *Musculus dorsoventralis primus metathoracis, IIIIdvm₁*, segmentaler, vorderer Dorsoventralmuskel, wahrscheinlich der vordere der beiden *Musculi laterales metathoracis* bei Luks Fig. 1 und 2 *lmth*.

Der sehr kräftige, quer-rundliche, nach unten konvergierende Muskel entspringt in der aufgewölbten Vorderecke des Metanotum an der Wurzel des Mesophragma, verläuft schräg nach hinten und unten vor der Apophyse an den Vorderwinkel der Coxa, wo er zugleich mit *dvm₆* (47) an jenem breiten Sehnenplättchen ansetzt.

Da er die Hüfte nach vorn führt, ist er als *Elevator coxae*

zu bezeichnen; rücksichtlich der Stellung des Beines nach hinten aber ist er ein Senker, also ein Depressor des Beines.

43) *Musculus dorsoventralis secundus metathoracis, III dvm₂*, segmentaler, hinterer Dorsoventralmuskel; er ist wahrscheinlich mitsamt den beiden folgenden der hintere der beiden von LUKS als *Musc. laterales metath.* Fig. 1 und 2 *lmth* bezeichneten Muskeln.

Der ziemlich kräftige Muskel ist schwächer als der erste, dritte und vierte Dorsoventralmuskel; er entspringt am mittleren scutalen Seitenrande seitlich vom Mittelfelde in der Nähe des die hintere Tergalplatte a_3 stützenden Vorsprunges; parallel dem vorigen und den folgenden Muskeln verläuft er hinter der Metapophyse nach unten und hinten mit in eine lange, dünne Sehne konvergierenden Fasern an den Hinterwinkel der Coxa.

Da er die Hüfte nach hinten führt, muß er als Depressor coxae bezeichnet werden; infolge der rückwärtigen Stellung des Beines jedoch ist auch hier dessen Bewegungsrichtung gegen die Unterlage eine den beiden vorderen Beinpaaren entgegengesetzte; der Muskel ist ein Elevator des Beines und der Hüfte nach hinten.

44) *Musculus dorsoventralis tertius metathoracis, III dvm₃*, segmentaler Dorsoventralmuskel.

Der kräftige, sehr breite und besonders unten seitlich-platte Muskel entspringt an der seitlichen Wölbung des vorderen scutalen Seitenfeldes in langer Ansatzfläche, verläuft parallel den vorhergehenden Muskeln, unten dicht an den hinteren Dorsoventralmuskel herantretend, schräg nach unten an den Hinterrand der Hüfte, wo er mit dem vorigen vereint und verschmälert in langer Ansatzlinie ansetzt. Er setzt sich aus zwei Faserbündeln, einem kleinen hinteren und einem größeren vorderen, zusammen.

Den vorigen Muskel ergänzend führt er das Bein nach hinten, nach oben und nach innen.

45) *Musculus dorsoventralis quartus metathoracis, III dvm₄*, segmentaler Dorsoventralmuskel; da er im oberen Verlaufe deutlich von dem vorigen getrennt ist, darf er für sich betrachtet werden. Der Muskel ist weniger stark als *III dvm₁*, hinter welchem er dicht vor dem dritten Dorsoventralmuskel oben entspringt, an einer Stelle, an welcher der seitliche tergaale Hebel *th* frei wird; er verläuft parallel den übrigen *dvm* nach hinten und unten, wo er mit dem vorigen zu einem einheitlichen Muskel zusammentritt.

Da eine räumliche Sonderung zweier Muskeln eine Sonderung der Wirkungsweise nahelegt, so darf man diesen Muskel wegen seines

dorsalen Ansatzes an leicht beweglicher Stelle als Flügelmuskel ausschließlich ansehen; er zieht den tergalen Seitenhebel (*th*) abwärts.

46) *Musculus dorsoventralis quintus metathoracis*, *III dvm₅*, segmentaler, präscutaler Dorsoventralmuskel. Dieser Muskel ist in der von LUKS gegebenen Darstellung nicht mit Sicherheit zu erkennen; der Verf. wendet die Beschreibung im Mesothorax ohne weiteres auch auf den Metathorax der *Locusta* an; da sich für *Gryllus* jedoch Verschiedenheiten ergeben, ist es nicht ganz sicher, ob der *Musculus extensor alae* Fig. 1 und 2 *ea* jenes Autors gleichbedeutend mit dem vorliegenden ist; bei gleicher Funktion möchte ich es für höchst wahrscheinlich halten.

Der kräftige Muskel kommt vom seitlich verbreiterten Teil des Präscutums, verläuft vor der Metapophyse durch die Coxa und verjüngt sich innerhalb derselben zu einem platten Sehnenbände; alsdann setzt er am Vorderrande des Trochanter an.

Funktionell kann er einmal als Flügelmuskel aufgefaßt werden, indem er das Präscutum herabzieht, dann aber auch als (Extensor) Elevator trochanteris, eine Funktion jedoch, in welcher er durch einen sternalen Muskel ersetzt werden kann, *bm₄* (63).

47) *Musculus dorsoventralis sextus metathoracis*, *III dvm₆*, segmentaler, präscutaler Dorsoventralmuskel.

Er ist der schwächste der Dorsoventralmuskeln; er entspringt seitlich neben dem ersten Dorsoventralmuskel, *dvm₁*, am schmalen proximalen Teile des Präscutums, verläuft den übrigen parallel, dicht neben *dvm₁* gelagert, an den Vorderwinkel α der Coxa, wo er seitlich neben *dvm₁* ansetzt; er verjüngt sich dabei in eine lange, dünne, das untere Drittel des Muskels ausmachende und in das Sehnenplättchen aufgehende Sehne.

Auch er bewegt als Elevator coxae gleich *dvm₁* den Schenkel nach vorn, wohl wenn z. B. zum Reinigen der Hintertarsen der Schenkel zwischen die Beine hindurch nach vorn geführt wird; jedoch ist eine den vorigen Muskel unterstützende Wirkung als Flügelmuskel, protractor-expansor alae, nicht ausgeschlossen.

Die Pleuralmuskulatur.

48) *Musculus lateralis primus metathoracis*, *III pm₁*, segmentaler, episternaler, »sternalpleuraler Seitenmuskel«. Die gesamte Pleuralmuskulatur bezeichnet LUKS im Meso- und Metathorax von *Locusta* als Flexores coxae, welche von der »Brustwand, wohl Seitenwand gemeint, ausgehen; er meint also auch vorliegenden

Muskel, der jedoch, da er auch im Mesothorax das seitlich gestellte Bein und die Hüfte nach vorn führt, wohl eher als (Extensor) Elevator coxae bezeichnet werden muß; vgl. LUKS' Fig. 3 und 4 *fcs*.

Der schmale, oben sehr platte, mittelkräftige Muskel entspringt ganz vorn am obersten, einwärts gerichteten Episternalende; er verläuft der Pleura dicht angelagert nach unten und setzt am Vorderende der Präcoxalplatte, Trochantin *cp*, in der Nähe des Vorderwinkels der Hüfte an kenntlicher Stelle an.

Da er dicht neben und vor dem zweiten Pleuralmuskel oben ansetzt, ist er für die Bewegung des Flügels in Betracht zu ziehen.

49) *Musculus lateralis secundus metathoracis*, *IIIpm₂*, segmentaler, episternaler, »sternalpleuraler Seitenmuskel«. Dieser Muskel ist, wenn die Deutung der ungenauen Angaben bei LUKS richtig ist, höchstwahrscheinlich dessen Flexor alae metathoracis (Fig. 3 *fas*).

Der sehr kräftige, quer-rundliche Muskel entspringt am oberen, einwärts umgebogenen Episternalende, etwas innen liegend, einwärts neben dem ersten und dritten; hinter dem vorigen verläuft er an die Präcoxalplatte, Trochantin (*cp*), wo er inmitten der Fläche an kenntlicher Stelle ansetzt.

Der Muskel kann als (Extensor) Elevator coxae gelten; seine obere Anheftung jedoch kennzeichnet ihn außerdem und wohl hauptsächlich, mit dem vorigen zusammen, als einen sehr wirksamen Flügelmuskel, und zwar entgegengesetzt der Deutung bei LUKS, als (Extensor) expansor alae; er zieht die episternale Gelenkplatte abwärts.

50) *Musculus lateralis tertius metathoracis*, *IIIpm₃*, segmentaler, episternaler, »sternalpleuraler Seitenmuskel«. Der pleuralen Lage nach muß er, in Ermangelung genauerer Angaben bei LUKS, zu dessen Flexores coxae gerechnet werden (Fig. 3 und 4 *fcs*); er ist aber bei *Gryllus* als Elevator trochanteris zu bezeichnen.

Der mittelkräftige, quer-dreieitige Muskel nimmt gleichfalls seinen Ursprung vom oberen Episternalende, wo er seitlich hinter dem vorigen ansetzt, verläuft, unten mit dem fünften Dorsoventralmuskel (46) zu einer bandartig platten Sehne vereinigt, durch die Coxa und setzt am rückgebildeten Trochanter vorn an. Im übrigen siehe bei Nr. 46.

Eine dem vorigen Muskel zu Hilfe kommende Wirkung als Flügelmuskel ist nicht ausgeschlossen, doch ist sie alsdann unwesentlich.

51) *Musculus lateralis quartus metathoracis*, *IIIpm₄*; segmentaler, sternalpleuraler, episternaler Seitenmuskel; er ist von LUKS, Fig. 3 u. 4 *fcs* als Flexor coxae angesprochen.

Dieser breite, mächtige Faserkomplex entspringt im oberen Drittel des Episternum in einer von hinten und oben nach vorn schräg unten in der Fläche verlaufenden Ansatzlinie; er verläuft, dicht der Seitenwand und schließlich der Pleuralleiste angedrückt, mit an einem Sehnenfaden konvergierenden Fasern nach unten, wo er mittels spitzer kurzer Sehne unmittelbar vor dem Hüftgelenk an der Coxa ansetzt. Da er das Bein seitlich nach außen vom Körper ab und vorführt, kann er auch als (Extensor), Elevator coxae bezeichnet werden.

52) *Musculus lateralis quintus metathoracis*, *III pm₅*; segmentaler, sternalpleuraler, episternaler Seitenmuskel.

Da dieser Muskel im Mesothorax eingehend beschrieben ist als Beispiel dafür, in welcher Weise ein homogener Muskelfaserbelag den Differenzierungen des Skeletts folgt, so sei nur erwähnt, daß er hier einfacher gebaut ist; es sollen daher nur die beiden Hauptgruppen des Muskels genannt werden:

Der kurz-breite, ziemlich parallelfaserige, platte Muskelbelag entspringt am unteren Drittel des Episternums, nahe der Beinwurzel in von vorn oben nach hinten unten schräger Anheftung; a) ein vorderes längeres Bündel setzt an, zugleich mit *II pm₄*, etwas oberhalb desselben am Coxalrand, b) das kürzere, hintere entspringt an einem Querleistchen und vereinigt sich mit dem *III pm₂* Pleuralmuskel (49) auf der Präcoxalplattenfläche (*cp*).

Die nicht schwachen Muskeln haben als Elevatores coxae zu gelten und bewegen das Bein seitlich schräg nach vorn auswärts.

53) *Musculus lateralis sextus metathoracis*, *III pm₆*; segmentaler, epimeraler, »sternalpleuraler Seitenmuskel«.

Der große, sehr breite und sehr kräftige, querelliptische Muskel kommt von der vorderen Epimeralgelenkplatte, in deren ganzer Länge er ansetzt, verläuft, nach unten sich verschmälernd, an die Grenze von Epimeron und Coxa, in langer Ansatzlinie ansetzend.

Der Muskel gehört wahrscheinlich auch zu den Flexores coxae von Luks, Fig. 3 u. 4 *fcs* und würde seiner Stellung nach den Namen verdienen. Da er aber die Beinbewegung, die hier durch Sternalmuskulatur besorgt ist, wenn überhaupt, so doch sehr gering beeinflusst, so ist er vornehmlich als Herabzieher der vorderen Epimeralgelenkplatte (*p₁*) und vermittels dieser als Beuger des Mittelgelenkstückes, also als Flügelmuskel, direkter Depressor alae, anzusehen.

54) *Musculus lateralis septimus metathoracis*, *III pm₇*, segmentaler, »intrapleuraler«, epimeraler Seitenmuskel.

Er entspringt in der Mitte des Epimeron, wo er in der Fläche

breit ansetzt und von dem vorigen überlagert ist; er verläuft, hinter ihm vortretend und dabei stark konvergierend, nach oben und hinten frei an die zweite Epimeralgelenkplatte p_2 .

Durch Herabziehen der Platte und indirekt durch Herabziehen des Analgelenkstückes und Vertiefung der Flügelgelenkhöhle wirkt er wie sein Vorgänger als Flügelmuskel, direkter Depressor ala_2 . Der hochgelegene (untere) Ursprung des Muskels ist beachtenswert.

55) *Musculus lateralis octavus metathoracis*, $IIIpm_8$; segmentaler, tergalpleuraler, episternaler Seitenmuskel.

Der Muskel wurde an, ventralwärts zum Teil etwas zerstört, Quer- und Frontalschnitten durch *Gryllus* untersucht; aus genauen Kombinationen ergibt sich folgendes: Der mittelkräftige, nach unten konvergierende Muskel, von oben rundlichem Querschnitt, setzt oben an der Hinterfläche der präsegmentalen Lamelle medialwärts neben $IIism$ (73) an, verläuft zwischen $IIism$ und $IIIpm_2$ schließlich lateralwärts, vor letzterem vorbei an die seitliche Intersegmentalfalte, wo er hoch über dem Mesothorakalstigma, höher als der epimerale pm_7 , an dicht vor dem $IIIpm_1$ (48) gelegener Stelle inseriert.

Eine Wirkung kann sich höchstens auf den unteren Ansatz beziehen, so daß der Muskel die Beständigkeit der Intersegmentalfalte erhält.

56) *Musculus lateralis nonus metathoracis*, $IIIpm_9$; segmentaler, tergalpleuraler, epimeraler Seitenmuskel, gleichfalls auf Schnitten untersucht.

Der mittelkräftige Muskel, von oben rundlichem Querschnitt, entspringt ziemlich hoch im obersten Drittel der Pleuralleiste abgeplattet in langer Ansatzlinie, verläuft nach hinten, oben und innen an den vorderen breiten Vorsprung des flachen seitlichen Tergalfeldes, auf welchen sich hinten die mittlere Tergalplatte stützt, und setzt hier breit an.

Seine Wirkung als Flügelmuskel durch seitliches Herabdrücken des Tergits gleicht der der übrigen dorsoventralen Muskeln, *CHABRIERS constrictores* des Thorax; wenn er auch dabei zunächst dem $IIIIdm_4$ (45) insofern entgegenwirkt, als er die dem Drucke des Tergalhebels notwendige Gegenwirkung durch Herabziehen der Stütze (dt_1) der Tergalplatte a_2 aufhebt, so ist bei der Geringfügigkeit dieser Wirkung gegenüber der der andern zusammenwirkenden Muskeln darauf wenig Wert zu legen.

57) *Musculus lateralis decimus metathoracis*, $IIIpm_{10}$; segmentaler, tergalpleuraler, episternaler Seitenmuskel; gleichfalls auf Querschnitten untersucht.

Der parallelfaserige, dünne und schwache Muskel kommt vom proximalen Ende der präsegmentalen Lamelle, wo er medianwärts, entfernt von dem achten Seitenmuskel (55), ansetzt; er verläuft unterhalb des großen, an der Flügelwurzel befindlichen Tracheenlängsstammes vor dem Aste, welchen derselbe ins Costalgelenk abgibt, und hinter dem großen, zum Mesothorakalstigma abwärts führenden Tracheenast, jenseits dessen der Tracheenlängsstamm aufhört und Äste in den achten Pleuralmuskel abgibt; er verläuft, also auch hinter pm_8 , an den oberen Rand des Episternum und setzt an dem Ligamente an, welches die episternale Gelenkplatte mit dem Episternum verbindet, eine Stelle, die bei ausgebreitetem Flügel (wie es der Querschnitt 10, III. Teil ist) in der Kontraktionsrichtung des Muskels einwärts gezogen wird; der Muskel setzt hier, genähert dem Episternalrande, ganz vorn vor dem Costalgelenk an und bewirkt durch die Kontraktion, daß die vorderste Spitze des Episternum und der angrenzenden Gelenkplatte nach innen gezogen wird; er kann als Flügelmuskel aufgefaßt werden.

58) *Musculus lateralis undecimus metathoracis*, $IIIpm_{11}$; segmentaler, tergalpleuraler, episternaler Seitenmuskel.

Der relativ kräftige Muskel entspringt nahe am oberen Ende der pleuralen Leiste dort, wo dieselbe sich verbreiternd zur Bildung der Mittelgelenkhöhle sich teilt, verläuft mit divergierenden Fasern nach oben und vorn und setzt an dem beschriebenen mützenförmigen Chitinsehnenplättchen ch_1 im häutigen Vorgelenkbezirk an.

Das Sehnenplättchen wird energisch nach hinten und unten gezogen; da es nun mittels erwähnten Ligamentes (vgl. Textfig. 10, III. Teil) mit dem Präscutum (t_2) verbunden ist, ist auch eine Wirkung als Flügelmuskel mit Sicherheit annehmbar; *Expansor alae*.

59) *Musculus lateralis duodecimus metathoracis*, $IIIpm_{12}$; segmentaler, tergalpleuraler, epimeraler Seitenmuskel, der einzige wirklich direkte Gelenkmuskel.

Der querrundliche, gleichmäßig breite Muskel entspringt gegenüber dem vorigen, an dem hinteren Teil der sich etwas gabelnden Pleuralleiste lp ; er verläuft nach hinten ins Analgelenk und setzt am Tergalfortsatz (ta) der Analgelenkplatte (d_2) an, und zwar am Sporn an der Medialecke.

Der nicht so kräftige, relativ unter-mittelstarke Muskel zieht die leicht bewegliche Analgelenkplatte an dieser Stelle nach abwärts sowie etwas drehend nach innen und vorn und ist für die Spannung und Bewegung des Analfächers von direkter Bedeutung: *Tensor analis alae* (vgl. Mechanik, III. Teil). Außerdem sichert er dem

gefalteten Flügel eine über den Rücken geklappte Lage; Funktionen, die bei Betrachtung der Mechanik verständlich werden.

Die sternale Muskulatur.

60) *Musculus pedalis primus metathoracis*, *IIIbm*₁; segmentaler Beinmuskel; von LUKS wird die gesamte sternale Muskulatur als *Extensores coxae* bezeichnet (Fig. 1 *ecs*); dies trifft für diesen Muskel als *Elevator coxae* zu.

Das sehr kräftige, kurze, dicke und querrunde Muskelpaket entspringt seitlich am unpaaren Stiel der Metapophysengabel, verläuft schräg nach vorn an den Innenrand der Coxa, wo er spitz zulaufend an einem Chitinvorsprung nahe dem Vorderwinkel der Coxa ansetzt; er bewegt die Hüfte nach vorn und einwärts.

61) *Musculus pedalis secundus metathoracis*, *IIIbm*₂; segmentaler Beinmuskel, welcher von LUKS unter dem Gesamtnamen *Extensores coxae* (Fig. *ecs*) geführt wird, jedoch ein *Depressor coxae* ist.

Der sehr breite, sehr kräftige, ziemlich kurze und platte Muskel entspringt an der Metapophysengabel inmitten der oberen hinteren Fläche, hinter einer die lange Ansatzlinie vorn begrenzenden Leiste und zwischen den Ansätzen der beiden Längsmuskeln *IIIvlm*₄₊₅ (36) und *IIIvlm*₂₊₃ (35); er verläuft seitlich nach hinten mit konvergierenden Fasern und setzt an am hinteren einspringenden Seitenrande der Hüfte, dicht unter dem sechsten Pleuralmuskel (53), nahe dem Hinterwinkel der Hüfte.

Er hebt das Bein seitwärts und nach hinten, ist daher ein *Depressor coxae*, vgl. Abschn. G, b, S. 472.

62) *Musculus pedalis tertius metathoracis*, *IIIbm*₃; segmentaler Beinmuskel; er ist breit, ziemlich platt, kräftig und kurz, entspringt am distalen, verbreiterten Teil der Metapophysengabel, wo er auf der hinteren Fläche an der Unterkante ansetzt, verläuft medianwärts nach unten und setzt am Hinterrande der Hüfte zwischen dem Ansatz des dritten und vierten Dorsoventralmuskels (44 u. 45) und dem Innenwinkel etwas verschmälert an.

Das Bein nach hinten und innen führend, ist er ein wahrer *Depressor coxae*, von LUKS wohl unter die *Extensores coxae* (*ecs*) einbegriffen.

63) *Musculus pedalis quartus metathoracis*, *IIIbm*₄; segmentaler Beinmuskel.

Breit, kräftig und ziemlich platt entspringt er dicht neben dem vorigen an der Unterkante des äußersten distalen Metapophysenendes,

verläuft abwärts an den Trochanter, an welchem er zugleich mit *III_{dr}m₅* (46) und *III_{pm}m₃* (50) vorn verschmälert ansetzt.

Er gehört zu den von LUKS (Fig. 1 *ces*) angegebenen Extensores und ist ein (Extensor) Elevator trochanteris.

64) *Musculus pedalis quintus metathoracis*, *III_{bm}m₅*. Der segmentale Beinmuskel ist kurz, ziemlich platt, gleichbreit, parallel-faserig und nur mittelkräftig; er entspringt dicht neben dem vorigen, *bm₄*, an der Unterkante der distalen Metapophysengabelfläche, verläuft schräg nach unten und seitwärts hinten an den hinteren Seitenrand der Hüfte, wo er unterhalb *III_{pm}m₆* (53) wie der zweite Beinmuskel am stark einspringenden Chitinrande, aber nach dem Hüftgelenk zu ansetzt.

Auch er hat als Depressor coxae zu gelten, welcher das Bein nach hinten, aber sehr nach außen abführend, hebt.

65) *Musculus furcae lateralis metathoracis*, *III_{xm}m*; segmentaler Sternalmuskel als Gabelseitenmuskel. Bei LUKS *Musc. furcae dorsalis* (Fig. 1 u. 2 *fd*).

Die sehr kurze, aber sehr breite und äußerst kräftige Muskelmasse entspringt an der äußersten Spitze der Metapophysengabel innerhalb des von den beiden Lamellen der Spitze umschlossenen Raumes und setzt an der äußersten Spitze des genäherten Apodemzinkens an, somit der sternalen Beinmuskulatur in der Apophyse eine feste Stütze sichernd.

Der **Metathorax** enthält demnach 32 gesonderte, hin und wieder doppelwertige, vielfach gruppenweise zusammengehörige Muskeln; von diesen sind 3 ventrale, 4 dorsale Längsmuskeln, 6 dorsoventrale, 12 pleurale und 6 sternale Muskeln nebst einem dorsoventralen Intersegmentalmuskel; sie geben zu folgenden **morphologischen Betrachtungen** Anlaß:

b. Morphologie im Thorax allgemein.

Ein strenger Vergleich des Thorax mit den Hinterleibsringen ist infolge der gänzlich verschiedenen physiologischen Bedeutung nicht möglich, jedoch kann hier wie dort die Vorstellung einer primären undifferenzierten, gleichmäßigen Muskulatur gemäß der Hauptmuskelgruppen den Betrachtungen zugrunde gelegt werden; wenn daher eine möglichst einfache Muskulatur innerhalb des Metathorax als Grundlage zu den Differenzierungen gedient hat, so kann man durch eine auf die Funktionen der Muskeln zurückgeführte morphologische Sonderung auch zu einer morphologischen Beurteilung des Skeletts gelangen.

Geht man daher auf ein allgemeines Schema zurück, so findet man drei Kategorien, die für den Thorax der Insekten von vornherein gültig sind: die intersegmentale Längsmuskulatur als innere Muskelschicht; die äußere »Ring«muskelschicht, welche, bei Anneliden meist völlig erhalten, in starren Bezirken als bedeutungslos meist zugrunde geht und sich im Abdomen als Flankenmuskulatur sehr unterscheidet von der thorakalen Flankenmuskulatur; zudem sind in der sternalen Thoraxmuskulatur hierher gehörige Muskeln enthalten, welche dem relativ starren Abdominalsternit völlig abgehen; schließlich als dritte Kategorie die transversal den Körper sternaltergal durchsetzenden Dorsoventralmuskeln und als eine Verbindungsmuskulatur zwischen zwei als primär zur Sonderung gelangten Chitinstücken, dem Tergit und Sternit, gleichfalls von primärer Bedeutung, deren Ableitung von der Ringmuskulatur selbst bei Anneliden verwischt ist; zwei sich verschieden verhaltende Dorsoventralmuskeln werden auch im Thorax, wie im Abdomen, angetroffen (*ism* und *dvm*). Es wird nach Kenntnis der gesamten Thoraxmuskulatur möglich sein, zu zeigen, erstens inwiefern die Beine rein sternale Bildungen sind und zweitens inwieweit die Gegend des Flügelansatzes und der Stigmen mit der Flankenhaut im Abdomen vergleichbar ist.

c. Morphologie im Metathorax.

Für die

ventrale Längsmuskulatur

darf in Anbetracht des regelmäßigen, funktionell erklärlichen Auftretens einer doppelten Muskulatur in einem für den Metathorax gleichfalls voranzusetzenden einfacheren Sternit, ein laterales Bündel und ein medianpaariges Bündel als den abdominalen gleichwertig angenommen werden. Abweichungen bezüglich des vorderen Ansatzes ergeben sich durch die Erhebung einer Sternalapophyse und durch die Verschiebung nach hinten; letztere ermöglicht eine präzise Heranziehung des Abdomens, hängt jedoch hauptsächlich mit der Ausbildung einer auf die Beinbewegung bezüglichen, vorderen Gegend, der Episternalregion zusammen.

Die an der Basis der Apophyse entspringenden beiden Muskeln sind als medianpaariges Bündel zusammenzufassen: Der eine dieser Muskeln, *III vlm*₁ (34), ist der schwächste der Längsmuskeln und bei fortgesetzter Teilung immer schwächer werdend zeigt er auch darin ein eigentümliches Verhalten, daß er das erste (*Ia*) und zweite (*IIa*) Sternit des Abdomens unberücksichtigt läßt.

Die Verbindung mit dem zweiten Abdominalsternit ersetzt der andre kräftige und präzis verlaufende Muskel $III\ vlm_{2+3}$ (35), während das erste Sternit anscheinend gar keine Beziehungen zum Metasternum hat.

Da die Betrachtung des ersten Abdominalsegments gezeigt hat, daß in diesem — im Zusammenhang mit der Hüfte und dem Anschluß an die hohe Pleura des Metathorax — zwar eine räumliche Reduktion der betreffenden pleuralen und sternalen Partien stattfand, aber auch die Verbreiterung derselben nach oben einen dem Parasternum (*pst*) des zweiten Abdominalsegments potentiell gleichen Vorgang für das erste Segment annehmbar macht; daß ferner eine Muskulatur, welche funktionell bedeutungslos wäre, sich nicht erhalten hat und die vorhandene *Ia*-Muskulatur am Parasternum des zweiten Sternits Ansatz fand; da wir ferner bisher sahen und noch später sehen, wie die Umwandlungen im Skelett mechanischen Wirkungen der Muskulatur entsprechen, und in diesem Sinne die Existenz eines vom Metasternum zum ersten Sternit ziehenden Muskels von funktioneller Bedeutung und daher erforderlich ist, ferner in $III\ vlm_{2+3}$ ein wahrer Doppelmuskel (35) besteht: so liegt es nahe, daß auch der verlangte Ast des $III\ vlm_1$ zum ersten Abdominalsternit in diesem Doppelmuskel, etwa im $III\ vlm_3$, enthalten ist. Demnach können $III\ vlm_{2+3}$ als selbständig gewordene Äste von $III\ vlm_1$ aufgefaßt werden, wodurch letzterer ein regelmäßiges Verhalten einhielte. Es wird auch hier wieder auf einen hypothetischen Zustand zurückgewiesen, in welchem eine Längsmuskulatur ungehindert durch die Segmente verlief und an die einzelnen derselben Äste abgab, aus welchem einzelne Äste infolge erhöhter und präziser Beanspruchung kräftiger wurden und zur Sonderung gelangten. Hier sind die beiden ersten Äste dem abgelösten Parasternum gefolgt.

Andre Teile: die vlm_1 des Abdomens sind gleichfalls auf den $III\ vlm_1$ zu beziehen; $III\ vlm_3$ und $Ia\ vlm_1$ auf $III\ vlm_2$ bezogen, sowie $Ia\ vlm_2$ und $III\ a\ vlm_2$ auf $Ia\ vlm_3$ bezogen, würden völlig analoge Dinge sein; $III\ vlm_3$ wäre homolog $Ia\ vlm_1$, wobei die seitwärts verlagerte hintere bzw. vordere Anheftung beider sich entsprechen. $III\ vlm_1$, dem funktionell (s. 34) keine erhebliche Bedeutung beizumessen ist, trägt den Charakter einer rückgebildeten, primären Muskulatur. Je früher zu einer derartigen physiologischen Abtrennung ontogenetisch Anlaß war, um so schwieriger wird zu dieser hypothetischen Auslegung auf Grund der Vergleichung die erforderliche entwicklungsgeschichtliche Beweisführung zu erbringen sein. Da nun

jeder abdominale vlm_1 von einem Aste des $III\ vlm_1$ begleitet ist, so ergibt sich je nach der Auffassung der Mangel einer dem $Ia\ vlm_1$ bzw. dem zum $Iast$ gehenden Aste des $III\ vlm_1$ entsprechenden zweiten Faser; doch ist es kaum gerechtfertigt, eine solche überhaupt zu erwarten.

Der gleichfalls hinten dem abgetrennten Parasternum (pst) mitfolgende laterale Längsmuskel (36) läßt eine ähnliche Deutung zu und entspricht dem $IIa\ vlm_{2+3}$, und den übrigen vlm_2 mit dem Unterschiede, daß er inmitten der Apophyse entspringt. Da er gleichfalls Doppelmuskel ist, würde er gleichfalls einen zum zweiten Sternit und einen zum ersten Sternit führenden Anteil enthalten, darin dem $III\ vlm_{2+3}$ gleichen und außerdem wiederum dem Verhalten des $IIa\ vlm_3$ (15) zu $IIa\ vlm_2$ und $IIIa\ vlm_2$ entsprechen.

Andre Auffassungen wie z. B. die, daß der Wert von vlm_{4+5} und vlm_{2+3} vertauscht werden müsse, indem auf einer medianen sternalen Erhebung die hier distalsten Muskeln ursprünglich die medialsten sein müssen, sind viel hypothetischer und daher als unwahrscheinlich unerörtert zu lassen; denn es ist natürlicher, die Apophyse als eine seitlich notwendigere Erhebung, für die Seitenmuskulatur, und zwar vornehmlich der wirklich distalsten, sternalen Muskulatur zuzuschreiben.

Der große,

dorsale Längsmuskel

repräsentiert den im ersten abdominalen Segment zur Sonderung gelangten medianpaarigen Dorsalmuskel $Ia\ dlm_1$; da infolge der festen Verwachsung des ersten abdominalen Tergits unter Ausbildung eines Phragmas der Muskel ein funktionell segmentaler wird und als Erweiterer des Thorax und durch damit zusammenhängende Hebung des seitlichen Tergalhebels die Ruhelage des Flügels herbeiführt, so ist die Auffassung gerechtfertigt, daß gerade diese Bedeutung in ursächlichem Zusammenhang mit dem Verschmelzen des ersten Abdominalsegments steht und die besprochenen Umwandlungen zur Folge hat. Es sei bereits an dieser Stelle auf *Locusta* verwiesen, wo der Muskel ein sehr kräftiger ist und bei senkrechter Stellung des Phragmas ein sehr wirksamer sein kann; daß der Muskel sich hier erhalten hat, ist ein Zeichen der diesbezüglichen Reduktion der Grylliden — insbesondere bereits für *Gryllus* — von einem locustidenartigen Ausgangspunkte; eine Reduktion, die sowohl innerhalb der Locustiden, wie auch hier, mit Ausbildung der musikalischen Elytren eine entsprechende Rückbildung der Hinterflügel zur Folge hat. Es wird auf diesen Punkt nochmals eingegangen werden bei Betrachtung der Mechanik.

Ein geringer Teil des Muskels ist in Gestalt des *III dlm_{1a}* (38) der Ausbildung des unpaaren Mittelfeldes im Scutum gefolgt.

Hierin gleicht ihm der dritte Längsmuskel, welcher jedoch als lateraler Längsmuskel einen ziemlich gleichen Ansatz mit dem vierten Längsmuskel (40) hat; letzterer ist hier als ein postscutaler Muskel hervorzuheben; er ähnelt in seiner Gestalt noch sehr der tergalseitlichen Muskulatur des ersten Abdominalsegments. Da das Postscutum an seinem Vorderrande eine Bewegungsmöglichkeit (gegen *huc*) zuläßt, so hat der Muskel eine, wenn auch geringe, funktionelle Bedeutung, und sein Vorhandensein ist verständlich.

Eine Eigentümlichkeit dieser Intersegmentalverbindung besteht darin, daß ein Teil des Metathorax, das Postscutum, mit dem ersten Abdominalsegment eine funktionelle Einheit darstellt (vgl. S. 308).

Die

Dorsoventralmuskulatur

entspringt oben im paarigen Seitenfelde (*t₁*) und ist in erster Linie nach Maßgabe der Beinbewegung, alsdann aber auch gemäß der im Tergit zugewiesenen Aufgaben verteilt.

Von den sieben Muskeln scheidet zunächst einer als intersegmentaler aus; er setzt, wie es dem bisherigen Normalzustande der *ism* entspricht, seitlich am undifferenzierten Abdominaltergit an, und erfüllt die, hier allerdings eingeschränkte, Funktion des Rotator (vgl. beim Abdomen S. 379).

Die Sonderung der sechs segmentalen *dcm* ist, wie folgt, zu verstehen: Die primäre Funktion der Dorsoventralmuskeln besteht in der Annäherung des ventralen und dorsalen Teiles des Segments, wie sie von allen metathorakalen *dcm* mehr oder minder noch vorzusetzen ist; als Constrictores sind sie nach CHABRIER eine Vorbedingung des Fluges. Im übrigen ist die Muskulatur sodann in den Dienst der Bewegung des Beines getreten und zwar ist eine Gruppe von drei Muskeln am Hinterwinkel und eine ebensolche am Vorderwinkel der Coxa bzw. des Trochanters inseriert.

Von letzterer *III dcm₁*, *III dcm₆* und *III dcm₅*, der Vorführung des Beines dienenden, vor der Apophyse dem episternalen Bezirk angehörigen Muskulatur geht der fünfte Dorsoventralmuskel (46) ein Metamer weiter, d. h. an den Trochanter; er entspringt oben seitlicher, als die der Körpermitte genäherten Coxalmuskeln. Bei diesen ist eine Sonderung nach Maßgabe der Bildung des Präscutum erfolgt: der obere, feste Ursprung und die Stärke kennzeichnen *III dcm₁* (42) als hauptsächlichen Beinmuskel, demgegenüber eine gleiche Bedeutung von *III dcm₆* (47)

zurücktritt, ungeachtet der sehr langen und kräftigen Sehne des letzteren. Da dieser das Präscutum herabdrückt, ist er als Flügelmuskel zur Differenzierung gelangt und als solcher sehr wirksam, wenn die Bemerkung v. LENDENFELDS (S. 344) hier anwendbar ist: daß ein paralleler, senkrechter Ansatz der Insektenmuskelfasern an den Angriffspunkt eine erhöhte Wirksamkeit der Muskulatur hervorruft, indem alsdann die einzelnen Fasern in derselben Richtung wirken, in welcher die Resultierende der Kräfte aller Fasern liegt. Für *III dvm₃* (46), den Trochanterenmuskel ursprünglich, ergibt sich durch den Ursprung am distalen Präscutalende eine neue, wirksamere Funktion als Flügelmuskel; auch fernerhin wird sich zeigen, daß wichtige Flügelmuskeln zugleich Beinmuskeln, zumal Trochanterenmuskeln, sind und es bedürfte einer genauen physiologischen Untersuchung dieser eigentümlichen Erscheinung, um festzustellen, ob dieser, durch den sternalen Trochanterenmuskel (63) hinreichend ersetzten dorsoventralen Muskulatur überhaupt eine erhebliche Bedeutung für die Beinbewegung zukommt; es schließen sich im Hinterflügel beide Funktionen wahrscheinlicher gegenseitig aus, als im Mesothorax, wie gezeigt werden wird. Im Metathorax kann die *dvm*-Muskulatur daher beim Fluge einem unteren, ruhenden Stützpunkt, beim Gehen infolge der fest am Thorax angelagerten Flügel eine obere Stütze finden; denn wir werden sehen, daß erst nach Kontraktion eines andern Dorsoventralmuskels (45) die Möglichkeit der Flügelausbreitung überhaupt eintritt.

Die Gruppe der hinter der Apophyse verlaufenden, epimeralen Dorsoventralmuskulatur bewahrt einen einförmigen Charakter; sie dient der Bewegung der Coxa nach hinten, oben und innen und hat sich zur Verstärkung dieser Funktion, im Zusammenhang mit der Ausbildung von Sprungbeinen weniger, als mit der nach hinten gerichteten Beinstellung überhaupt, in einen zweiten Muskel *III dvm₃₊₄* (44, 45) differenziert; in diesem ist ferner, da eine Wirkungsweise als Flügelmuskel nicht ausgeschlossen ist, wohl in ursächlichem Zusammenhang hiernit, sowie nach Maßgabe eines vorderen und hinteren seitlichen Tergalbezirks — dorsal eine Sonderung eingetreten: dem kleineren, von *dvm₃* (44) abgetrennten *dvm₄* (45) fällt, mit Unterstützung zwar der übrigen, die Rolle eines unmittelbaren Flügelmuskels zu, woraus seine Abtrennung verständlich erscheint. Die dritte Funktion im Dienste des Flügels führte also zur dorsalen Sonderung der Dorsoventralmuskeln.

Die

Pleuralmuskulatur

zerfällt wie im Abdomen in eine sternalpleurale und eine tergalpleurale; infolge der Umnachgiebigkeit der Seitenhaut und Ausbildung der Pleuralleiste hat sie als Beinmuskulatur bzw. Flügelmuskeln eine andre Bedeutung als im Abdomen; umgekehrt: ihre in der »Flankenhaut« ruhenden Ansätze sind die Stützpunkte, und die tergalen bzw. sternalen Angriffspunkte sind die beweglichen. Außerdem gelangt die Muskulatur als episternale und epimerale zur Sonderung; es soll später versucht werden festzustellen, ob die episternale, sternalpleurale Muskulatur wirklich nur echte Pleuralmuskeln enthält, da sich in dem vor dem Gelenk gelegenen Verbindungsbezirk zwischen Tergit und Pleura die Unterscheidung zwischen dorsoventraler und pleuraler Muskulatur verwischt (vgl. S. 467 ff.).

Von den sieben sternalpleuralen Muskeln sind die fünf episternalen, vor der Pleuralleiste an die Coxa verlaufenden wirksame Beinmuskeln, während die zwei epimeralen Flügelmuskeln sind und an zwei, zu diesem Zwecke im ausgedehnten Analbezirk abgegliederte Epimeralplatten ansetzen; von letzteren ist für *IIIpm*₆ (53) eine den Beinmuskeln gleichende, wenn auch für das Bein unwirksame, Stellung erhalten geblieben; *pm*₇ (54) ist völlig pleural.

Die Differenzierung der episternalen, sternalen Seitenmuskeln ist folgendermaßen zu verstehen: Die oben niedrig entspringenden Muskeln *IIIpm*₄ (51) und *IIIpm*₅ (52) sind ausschließlich Beinmuskeln, welche zum Teil der Ausbildung der Präcoxalplatte, Trochantin (*cp*), gefolgt sind und in ihrer Wirkung einander ergänzen. Die drei übrigen Muskeln *IIIpm*₁, *pm*₂, *pm*₃, welche hoch am oberen Rande des Episternum ansetzen, werden durch Veränderung der Flügelgelenkhöhle für den Flügel mehr oder weniger von Bedeutung; ihre untere Anheftung ist derart gesondert, daß zwei Muskeln an der Vordercoxa (Präcoxalplatte), der dritte ein Metamer weiter, an den Trochanter, geht; letzterer ist ähnlich dem fünften Dorsoventralmuskel (46) merkwürdigerweise wiederum ein Flügelmuskel, wenn auch der am wenigsten wirksame; im übrigen bilden die Muskeln eine zusammengehörige Gruppe, in welcher *pm*₂ als Hauptflügelmuskel verständlich ist. Für die fünfte Seitenmuskelgruppe (52) ist hervorzuheben, daß die im Mesothorax noch interessantere, unbestimmte Differenzierung auf einen primären Zustand zurückweist; außerdem fällt es auf, daß die Präcoxalplatte ausschließlich von reichlicher seitlicher Muskulatur versorgt wird (vgl. S. 467—471, Deutung der *pm*₁, 2, 3 und 14).

Von den tergalpleuralen Muskeln zeigen die beiden wichtigen Gelenkmuskeln pm_{11} (58) und pm_{12} (59) in ihrem unteren Ansatz eine gewisse Zusammengehörigkeit und nur eine Divergenz nach entgegengesetzter Richtung, beide, insbesondere der zwölfte, setzen im Gelenkbezirk direkt an. Die übrigen Muskeln, gleichfalls für den Flügel nicht bedeutungslos, sind indirekter Natur — für pm_8 (55) ist eine Bedeutung für den Flügel ausgeschlossen —; ihre morphologische Bedeutung bedarf keiner näheren Betrachtung weiter, wenn der Ansatz von pm_8 und pm_{10} an der Präsegmentallamelle hervorgehoben ist.

Die

sternale Muskulatur

ist hauptsächlich Beinmuskulatur; sie hat im Abdomen nichts Analoges; es ist wahrscheinlicher, sie ähnlich der abdominalen Flankenmuskulatur mit einer äußeren Ringmuskulatur zu vergleichen und alsdann hierin einen Gegensatz zu dem rm des Abdomens (S. 375) zu finden; dies rechtfertigt ihr Verhalten zur Längsmuskulatur. In diesem Umstande, sowie darin, daß die Pleuralmuskulatur nur an die Außenseite der Coxa ansetzt, daß die sternale Muskulatur nicht nur die Innenseite der Coxa, sondern auch den hinteren Außenrand versorgt und schließlich in dem Gabelseitenmuskel zm (65) ein dem bm_2 und bm_5 (61 und 64) hierin ähnlich verlaufender sternaler Muskel gefunden ist, — dadurch erweisen sich die Beine als rein sternale Bildungen ohne Anteil der Pleurenregion. Funktionell trifft die sternale Muskulatur mit den entsprechenden Aufgaben der Dorsoventralmuskulatur zusammen (vgl. später), wird aber hauptsächlich für die Bewegung des Beines nach hinten und innen von Bedeutung (Depressores); vgl. auch Abschn. G, b S. 472.

Die Muskeln bm_3 , bm_4 , bm_5 (62 usw.) sind nur unten gesondert und bilden demnach eine Gruppe für sich; gegenüber dem mittleren Trochanterenmuskel bm_4 setzen die beiden andern antagonistisch zueinander an der Hinterhüfte an.

Die zweite Muskelgruppe, die des ersten und zweiten Sternalmuskels, ist bei getrenntem oberen Ansatz gleichfalls antagonistisch differenziert; eine Beteiligung an der Trochanterbewegung kommt ihr bereits nicht mehr zu.

Zusammenfassend erkennt man die überaus große Modifikationsfähigkeit der Beinbewegung, deren Einzelheiten hier nicht nachgegangen werden soll. Es fällt hierbei auf, daß die thorakale dreifache Trochanterenmuskulatur allein am Vorderwinkel des Trochanter ansetzt, wobei sich eine Beteiligung der sternalen, der dorsoventralen

und vielleicht auch der pleuralen Muskulatur zeigt, also — abgesehen von der Längsmuskulatur — eine Beteiligung der beiden übrigen von den drei primär anzunehmenden Muskelkategorien.

Eine Beziehung des Metathorax zu Stigmen ist auf Grund der Muskulatur nicht erkennbar.

D. Der Mesothorax. II (Textfig. 2 und 3, Schema II, Muskelansatzstellen vgl. Fig. 13, 14, 16, 17, Taf. XVI).

a. Einzelbeschreibung der Muskeln.

Die Längsmuskulatur.

Ein *Musculus mesosterni primus*, *II vlm₁* fehlt.

66) *Musculus mesosterni secundus*, *II vlm₂*; intersegmentaler, medianpaariger, ventraler Längsmuskel.

Der mittelkräftige, parallelfaserige Muskel entspringt unterseits an der Hinterkante der unpaaren Mesapophyse, verläuft zum seitlichen Vorderrand der metathorakalen Hüfte und zwar hinter *III pm₂* (49) und vor *III pm₃* (50) und *III dm₃* (46) vorbeiziehend, wo er am chitinösen, kräftigen, einwärts vorspringenden Rande dicht vor dem Hüftgelenk ansetzt, nahe dem Hinterende der Präcoxalplatte.

Er ist ein Beinmuskel.

67) *Musculus mesosterni tertius*, *II vlm₃*; intersegmentaler medianpaariger, ventraler Längsmuskel. Bei Luks zum Retractor mesothoracis Fig. 1 *rtm* gehörig.

Der ziemlich gleichbreite, kräftige Muskel entspringt vom unpaaren Mesapophysenstück, wo er an der hinteren Seitenkante ansetzt, verläuft schräg nach hinten auswärts an die Metapophysengabel, an deren distal verbreitertem Ende er an der vorderen Kante ansetzt.

Er nähert die Segmente einander ventralseitig.

68) *Musculus mesosterni quartus* (et quintus), *II vlm₄₊₅*; intersegmentaler, lateraler, ventraler Längsmuskel; er gehört gleichfalls zum Retractor mesothoracis bei *Locusta*, Fig. 1 *rtm* Luks'.

Der mittelkräftige, ziemlich parallelfaserige Muskel entspringt inmitten der Hinterfläche der Mesapophysengabel, bevor dieselbe, das Apodem umfassend, auseinandertritt (vgl. 36), er verläuft schräg etwas einwärts nach hinten zwischen *II vlm₂* und *II vlm₃* hindurch kreuzend an die Metapophysengabel, wo er in der Mitte der sich pleuralwärts umbiegenden Vorderkante unterhalb *II vlm₃* ansetzt, zum Teil etwas proximal von *II vlm₃*.

Der Muskel zeigt auf Querschnitten zwei annähernd gleichstarke Partien von nur wenig zueinander schrägem Faserverlauf: Ein medianes Bündel setzt vorn oberhalb des lateralen an und endet hinten seitlich vor ihm, unter *II vlm₃* medialwärts hervortretend, wobei es ziemlich selbständig verläuft.

Die Funktion vgl. bei 67.

69) *Musculus mesonoti primus*, *II dlm₁*; intersegmentaler, medianpaariger, dorsaler Längsmuskel; homolog dem *Musculus mesonoti* der *Locusta*, vgl. LUKS' Fig. 1 *ms* und dem »*muscle dorsal*« AMANS, bei Dipteren (S. 184) auch als *muscle rotateur du sigmoïde* (= *a₂* S. 326 und 339).

Der querrundliche, kräftige Muskel entspringt an dem niedrigen Prothorax (Mesonotum), verläuft gerade nach hinten, platter und sehnig werdend (vgl. die histologischen Veränderungen im Querschnitt) und setzt an der Wurzel des Deutophragmas *ph₂* ein wenig verbreitert an, dicht unter der freiwerdenden Intersegmentalhaut.

Er nähert die Segmente einander dorsal; d. i. zugleich mit den ventralen Längsmuskeln eine energische Retractor-Funktion.

70) *Musculus mesonoti secundus*, *II dlm₂*; intersegmentaler, medianpaariger, dorsaler Längsmuskel; gehört zum *Musculus mesonoti* der *Locusta*, vgl. den vorigen.

Kräftig, von elliptischem, plattem Durchschnitt, entspringt er an der Hinterfläche der mesothorakalen, präsegmentalen Lamelle *tv*, am Medianende derselben, verläuft vorn ventral und einwärts vom vorigen (69), nach hinten ein wenig auswärts und setzt platter werdend lateralwärts unterhalb neben dem vorigen am Seitenrande des Deutophragmas an, bereits ein wenig in der hier seitlich freiwerdenden Dorsalhaut.

Die Wirkung gleicht der des vorigen, aber auf die Präsegmentallamelle *tv* bezogen.

71) *Musculus mesonoti tertius*, *II dlm₃*; intersegmentaler, lateraler, dorsaler Längsmuskel; er entspricht dem *Musculus lateralis mesonoti* der *Locusta*, LUKS' Fig. 2 *lsn*, und wohl dem *Muscle dorso-latéral* AMANS'.

Der platte Muskel entspringt etwa in der Mitte der hier noch durch Querbrücken verfestigten Vorderrandsschrägleiste des unpaaren scutalen Mittelfeldes dort, wo sie nach vorn umbiegt, verläuft sehr schräg nach auswärts und hinten an die distale Präsegmentallamelle des Metathorax.

Er dient der auf den seitlichen Metathorax bezogenen intersegmentalen Bewegung und Verfestigung.

72) *Musculus mesonoti quartus*, *II dlm₄*; intersegmentaler, lateraler, dorsaler Längsmuskel; er entspricht gleichfalls dem *Musculus lateralis mesonoti* bei LUKS, Fig. 2 *lsn*, und *muscle dorso-latéral* AMANS'.

Der kurze, breite, parallelfaserige und bandartig platte Muskel entspringt lateralwärts entfernt von *II dlm₃*, dem vorigen, inmitten der seitlichen Hälfte der durch Querbrücken verfestigten mesotergalen Leiste, zum Teil noch in das paarige Seitenfeld übergreifend, verläuft nach hinten an die metathorakale Präsegmentallamelle, wo er im distal verbreiterten Teile derselben zugleich mit dem vorigen, aber oberhalb desselben ansetzt.

Die funktionelle Wirkung gleicht der des vorigen Muskels.

Die Dorsoventralmuskeln.

73) *Musculus intersegmentalis mesothoracis*, *II ism*; intersegmentaler Dorsoventralmuskel.

Er entspricht dem von LUKS in Fig. 1, 2 und 3 *rm* abgebildeten Muskel; die für diesen Rotator mesothoracis von LUKS gegebene Beschreibung paßt weder zu dessen Abbildung, noch zu dem Befunde bei *Gryllus*; umgekehrt als bei *Gryllus* verläuft der Muskel bei *Locusta* vom Metasternum zum Mesonotum, was an der Funktionsweise nichts ändert; die Muskeln sind daher mit Vorbehalt für *Locusta* homolog.

Der mittelkräftige, parallelfaserige Muskel entspringt inmitten der Mesapophysengabel dicht über *II vlm₄₊₅* (68), verläuft gerade nach oben an das distal verbreiterte Ende der metathorakalen Präsegmentallamelle, in deren hinterer Hälfte er lateralwärts von *III pm₈* (55) ansetzt.

Er dreht die Segmente zueinander, als Rotator.

74) *Musculus dorsoventralis primus mesothoracis*, *II dvm₁*; segmentaler, **vorderer** Dorsoventralmuskel; er bildet zugleich mit dem sechsten (77) den vorderen der *Musculi laterales mesothoracis* bei *Locusta*, LUKS, Fig. 1 und 2 *lms* und den 1.^o der *muscl. sternali-dorsaux*, auch als *m. pédiodorsal* AMANS'.

Der sehr kräftige, quer-runde und ziemlich parallelfaserige Muskel entspringt medialwärts dicht am scutalen Vorderrande im präscutalen Felde in schmäler, aber langer Ansatzlinie, verläuft vor der Gabelapophyse schräg nach unten und hinten an den Vorderwinkel der Hüfte, wo er plötzlich, stumpf-keilförmig zulaufend, in kurzer, spitzer Sehne ansetzt.

Da er das Bein nach vorn und einwärts führt, kann er als *Elevator coxae* bezeichnet werden.

75) *Musculus dorsoventralis secundus mesothoracis*, *II dm₂* (vgl. Textfig. 2); segmentaler, hinterer Dorsoventralmuskel; wahrscheinlich der hintere der beiden *Musculi laterales mesothoracis* der *Locusta* nach LUKS, Fig. 1 und 2 *lms*; er entspricht ferner dem 3., 4. und selbst dem 5. — hält man sich genau an die Beschreibung AMANS' und verzichtet dann auf einen Vergleich des 5. mit dem *II pm₆* — der muscl. sternali-dorsaux, alle zugleich pédio-dorsaux (AMANS).

Der sehr kräftige, breite und abgeplattete Muskelkomplex erscheint an seinem Ursprung im paarigen, mesotergalen Seitenfelde dicht vor der kräftigen, tergalen Schrägleiste, neben deren ganzer Länge er ansetzt, insofern zweiteilig als ein laterales, kleines, quer-rundliches Bündel für sich besteht (vgl. Textfig. 11), sich aber bald mit der Muskelmasse vereinigt; er nimmt so den ganzen, einer Wölbung entsprechenden Teil des Seitenfeldes ein. Der Muskel verläuft sodann hinter der Gabelapophyse, wo er sich erheblich verengt und sehnig wird, sodann dicht an der Stigmentrachee vorbei an die Hinterecke der Hüfte in spitz zu einer kurzen Sehne zusammenlaufenden Fasern.

Durch Emporziehen der Hüfte und des Beines nach hinten weist er sich als *Depressor coxae* aus.

Ein deutlich gesonderter, dritter und vierter Dorsoventralmuskel besteht (im Unterschied von *Locusta*, AMANS) nicht (vgl. Abschnitt M, S. 509).

76) *Musculus dorsoventralis quintus mesothoracis*, *II dm₃*; segmentaler, etwas präscutaler Dorsoventralmuskel. Infolge der von LUKS angegebenen Funktion kann dieser Muskel mit dem bei *Locusta* als *Extensor alae*, Fig. 2 *eas*, bezeichneten Muskel homologisiert werden; die gleiche Funktion besitzt auch der alsdann hier mit einzuschließende siebente Dorsoventralmuskel bei *Gryllus*.

Der sehr kräftige Muskel entspringt mit breitem Ansatz in der gewölbten vorderen Hälfte des paarigen Seitenfeldes; er umschließt hierbei die tergale Gelenkbucht und erstreckt sich mit einem Teil der Fasern noch auf den Hinterrand des verbreiterten, distalen Präscutum; er verläuft nach unten und hinten vor der Gabelapophyse mit konvergierenden Fasern durch die Hüfte und setzt in breiter Sehne vorn am Trochanter an.

Seine Funktion als (Extensor) *Elevator trochanteris* wird durch einen sternalen Muskel ersetzbar; außerdem kann er auch als Flügelmuskel, *Protractor* (Extensor) *alae* bezeichnet werden, wobei ihm noch die folgenden Muskeln hierin zu Hilfe kommen.

77) *Musculus dorsoventralis sextus mesothoracis*, *II dvm₆*; segmentaler, präscutaler Dorsoventralmuskel. Bezüglich der Funktion vgl. bei LUKS, Fig. 2 *cas*, und den vorigen Muskel; sonst aber dem vorderen der *Musculi laterales* zuzurechnen, vgl. *II dvm₁* (74); entspricht gleichfalls wohl als *péδιο-dorsal* am besten dem 1.^o m. *sternali-dorsal* (AMANS).

Er entspringt im Präscutum seitlich neben *II dvm₁* (74) dort, wo sich dasselbe flügelartig verbreitert hat. Der dünne, oben sehnige, quer-runde Muskel verläuft dicht neben *II dvm₁* an die Vorderecke der Hüfte und erscheint im unteren Drittel als lange, dünne Sehne.

Er ist ein *Elevator coxae* (vgl. 74); er ist zugleich als wirk-samer Flügelmuskel (*Protractor elytri*) anzusehen, da er das Präscutum hinabzieht (vgl. v. LENDENFELD, S. 344 und hier Muskel *III dvm₆*).

78) *Musculus dorsoventralis septimus mesothoracis*, *II dvm₇*; segmentaler, präscutaler Dorsoventralmuskel.

Dieser unter-mittelkräftige, besonders oben flach bandartige Muskel entspringt lateral vom vorigen, am freien distalen Ende des präscutalen Seitenteils; er setzt unten am *Coxosternum est* = *anté-sternum* (AMANS) auf der Fläche nahe dem Vorderende an. Der histologische Bau und die leichte Reaktion auf Hämatoxylin mit Unterdrückung der Eosinfärbung kennzeichnen ihn als einen fibrillären Muskel.

Durch leichtes Herabziehen des Präscutum ist seine Bedeutung als Flügelmuskel zweifellos: *Protractor elytri*, der bei *Locustiden* nach AMANS dem 2. kräftigen der *muscles sternali-dorsaux* entspricht.

Die Pleuralmuskeln (vgl. bes. Textfig. 2).

Die Pleuralmuskulatur wird von LUKS, welcher bei *Locusta* drei (*fc*s) Muskeln angibt, als *Flexores coxae* bezeichnet, vgl. *III pm₁* (48); außerdem gehört der *Flexor alae* (LUKS) hierher. AMANS nennt sie *Axillarmuskeln* und trennt sie in vordere (unsre *episternalen*) und hintere (unsre *epimeralen*).

79) *Musculus lateralis primus mesothoracis*, *II pm₁*; Textfigur 2 und 3, segmentaler, episternaler, »sternalpleuraler Seitenmuskel«, der 2.^o *musc. axillaire antérieur* AMANS' — *Locusta*.

Er verhält sich oben genau wie der folgende *pm₂*, mit dem er hier einheitlich erscheint; er trennt sich erst unten deutlicher ab und setzt an am Vorderrand der Präcoxalplatte (*cp*) nahe am Vorderwinkel (*a*). Er liegt wie im *Metathorax*, also vor dem folgenden als *vorderster Muskel*.

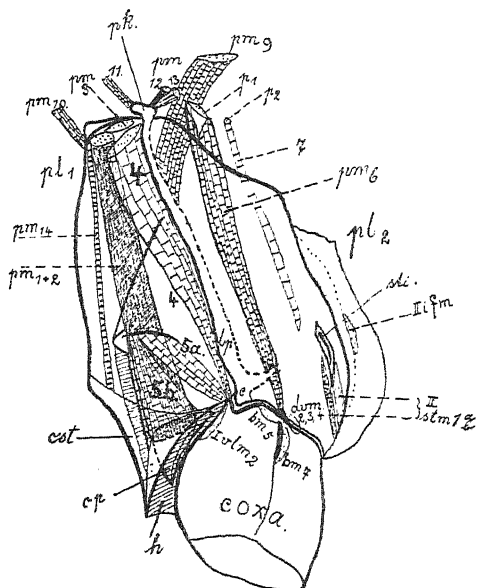
Er kommt gleichfalls für die Flügelbewegung in Betracht.

80) *Musculus lateralis secundus mesothoracis*, *IIpm₂* (Textfig. 2 u. 3); segmentaler, episternaler, »sternalpleuraler Seitenmuskel«. Gleichfalls gleichbedeutend mit dem 2.^o *muscle axillaire antérieur AMANS*. Er ist bei dem Vergleich mit *Locusta*: *Flexor alae*, Fig. 3 *fas* bei LUKS, zu berücksichtigen; eine Identität ist jedoch bei dem Mangel genauer Angaben nicht festzustellen.

Der sehr kräftige, unten verbreiterte Muskel entspringt mit schmal-sehnigem, platten Ansatz etwas tiefer als der folgende am oberen Episternalrande ganz vorn; er verläuft nach unten an den vorderen Seitenrand der Hüfte, wo er in der Präcoxalplatte ansetzt in kurzer, plattbreiter Sehne an dem auf der Fläche befindlichen Zipfel. Als Beinmuskel hat er als *Elevator coxae*, nicht als *Flexor*, die Hüfte seitlich nach vorn zu heben. Als wirksamer Flügelmuskel muß er als *Protractor* (-*Expansor*) *alae*, für eine Aufgabe, die er mit dem folgenden teilt, bezeichnet werden. Als Hüftmuskel wird er von *pm_{5b}* wesentlich unterstützt.

81) *Musculus lateralis tertius mesothoracis*, *IIpm₃* (Textfig. 2); segmentaler, episternaler, »sternalpleuraler Seitenmuskel«. Als Flügelmuskel und seiner medialen Lage nach ist er wahrscheinlich mit dem *Flexor alae mes.* Fig. 3 *fas* LUKS' zu vergleichen. Genauerer kann nicht festgestellt werden.

Der kräftige, breite, oben quer-dreieckige Muskel entspringt an



Textfig. 2 (vgl. Textfig. 5 u. 6, I. Teil).

Ansicht der Mesopleura von außen. Hüfte, Coxa. *pl₂*, Epimeron; *pl₁*, Episternum; *pm(7)9-13*, tergalpleurale Flankenmuskeln; *pm1, 2, 3, 11* (u. 6?), »pleurale Dorsoventral« Muskeln; *pm4* u. 5, sternalpleurale Flankenmuskeln; *csf*, Raum des nicht weiter dargestellten Coxosternum, welcher die Muskeln und die darunter eingestülpte Präcoxalplatte *cp* = Trochantin (mit dem, dem *pm 5b* und *pm2* Ansatz bietenden Zipfel) durchscheinen läßt; *h*, die nach innen eingestülpte Gelenkhautfalte zwischen der Hüfte und dem Coxosternum *csf*, welche die einwärts einspringende Präcoxalplatte *cp* trägt (sonst vgl. Figurenerklärung S. 349, I. Teil. Vergrößerung 16 fach.

der den ganzen Oberrand des Episternum einnehmenden Chitinleiste; er verläuft nach hinten und unten vor der Mesapophyse, wird bandartig breit-schmal, sehnig und setzt mit *dm₅* (76) vereinigt an der Vorderecke (einwärts) des Trochanter an.

Als Beinmuskel wohl weniger bedeutend, ist er als Elevator trochanteris zu bezeichnen. Im übrigen muß er für den wirksamsten der pleuralen Flügelmuskeln gehalten und — nicht als Flexor alae — als Protractor- (Expansor) alae bezeichnet werden (vgl. im Abschnitt über die Mechanik das Beispiel einer zirpenden *Platypleis brachypterus*).

82) Musculus lateralis quartus mesothoracis, *IIpm₄* (Textfig. 2 und 3); segmentaler, sternalpleuraler, episternaler Seitenmuskel; vgl. LUKS, Fig. 3 und 4 *fcs*, die Flexores coxae.

Der sehr kräftige, paketartige Muskel entspringt innerhalb des oberen Pleurendrittels mit breitem Ansatz in einer von hinten und oben nach vorn und unten schrägen Linie, verläuft mit konvergierenden Fasern gegen die Pleuralleiste eingekellt an den Seitenrand der Hüfte, wo er seitlich, dicht vor dem Hüftgelenk in kräftiger Chitinsehne spitz ansetzt.

Als ausschließlicher Beinmuskel verursacht er — zugleich mit *pm₅* — ein seitliches Heben des Beines und ist daher als Elevator coxae — nicht Flexor coxae, LUKS — zu bezeichnen.

83) Musculus lateralis quintus mesothoracis, *IIpm₅* (Textfig. 2 und 3); segmentaler, sternalpleuraler, episternaler Seitenmuskel.

Er ist ein kurzer, zum Teil kräftiger, platter und breiter Muskelbelag über der Hüfte und ist sehr subtil in fünf einzelne Bündel differenziert.

Funktionell ausschließlich ein Beinmuskel, dient er dem mehr oder minder, je dem einzelnen Teilmuskel entsprechenden, seitlichen Heben des Beines; er ist ein Elevator coxae.

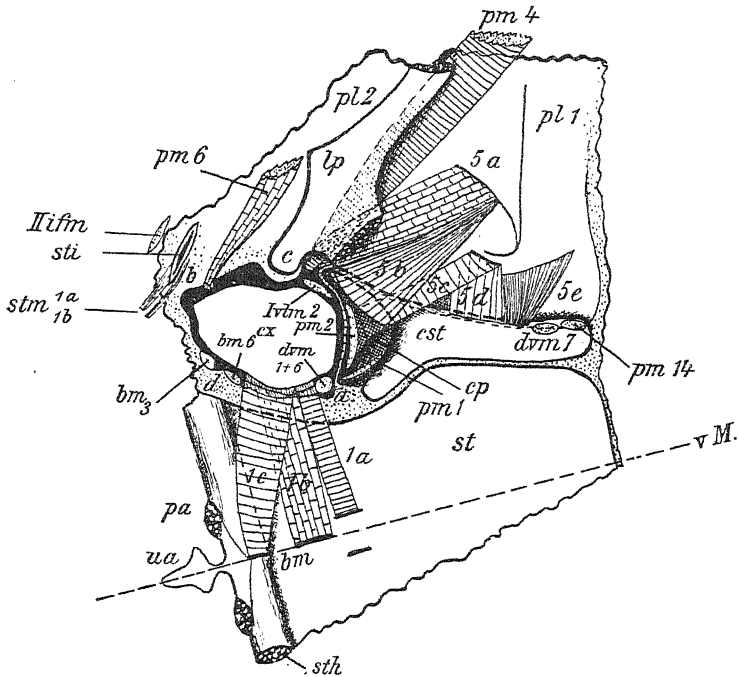
Zwei zusammengehörige Muskeln setzen verhältnismäßig hoch, an der oberen, vorn nach hinten umgebogenen episternalen Leiste an.

IIpm_{5a} entspringt oben in längerer Ansatzlinie, konvergiert etwas nach unten und setzt neben und vor dem vierten Seitenmuskel (82) vor dem Hüftgelenk nahe der Zipfelfalte der Präcoxalplatte an; die Funktion gleicht der des *IIpm₄*.

IIpm_{5b} entspringt bei schmalem Ansatz unmittelbar vor *a*; nach unten stark verbreitert, setzt er zugleich mit *IIpm₂* in kurzbreiter

Sehne in der Präcoxalplatte an; die Funktion ist gleich der des pm_2 , jedoch eine wirksamere als bei a .

$II\,pm_{5c}$ gehört anscheinend zu den vorigen, vor welchen er sich unmittelbar anschließt; er ist jedoch, bei tieferem oberen Ansatz an



Textfig. 3.

Innere Ansicht des Mesosternum und des unteren Teiles des Episternum (vgl. Textfig. 2), um besonders das Verhalten des Muskels pm_5 (a, b, c, d, e) (vgl. Nr. S3) zu zeigen. Mesosternum st ; Präcoxalplatte cp , welche sich zwischen Pleura pl_1 und cst einerseits, der Coxa (cx) andererseits nach innen faltig vorspringend einschiebt, und an welcher die zahlreichen Muskeln, z. B. pm_5 b, c , ansetzen; Coxosternum cst ; dvm , Dorsoventralmuskeln; bm , sternale Beinmuskulatur; pm , sternale Pleuralmuskeln. Unpaare Mesapophyse ua , paarige Gabelapophyse pa abgeschnitten; $v.M.$, ventrale Medianlinie. Die feinen Chitinhäute, sowie die Ansatzstellen im übrigen nicht weiter gezeichneter Muskeln sind punktiert. Die Abbruchstellen von festen Chitinstücken sind schwarz mit heller Punktierung. Der Hüfttrand (cx) ist schwarz. sth , die die Apophysen ua und pa tragende sternale Hinterrandsleiste ist nach hinten zurückgebogen. Zur besseren Darstellung ist der vordere Teil von cst etwas zu lang gezeichnet, ebenso wie die angrenzenden Teile des Skeletts. Die richtigen Proportionen finden sich in Textfig. 2, nach welcher auch die stellenweise verschieden angenommene Vergrößerung zu beurteilen ist.

einer besonderen, kräftigen, kurzen Leiste unterhalb der rechtwinkelig nach hinten umbiegenden Schrägleiste, kürzer als sie und der schmalste der Muskeln; er setzt unten an zugleich mit pm_{5b} und pm_2 .

Die beiden nach vorn folgenden, sehr zarten zusammengehörigen Teilmuskeln sind mindestens um die Hälfte kürzer. Der sehr breite, parallelfaserige

II pm_{5d} kommt mit dem vorderen Teil seiner Fasern von gemeinsamem Ansatz mit *pm_{5c}*; hinten entspringt ein großer Teil der Fasern unbestimmt; er setzt unten an der Grenzleiste vom Episternum und Coxosternum (*csf*) an. Noch weiter vorn setzt hier der fünfte Teilmuskel an

II pm_{5e}, welcher in gleicher Höhe mit *pm_{5d}*, aber in sehr schräg nach hinten abwärts verlaufender Linie entspringt. Die beiden letzteren Teilmuskeln sind sehr schwach.

Der Muskel erinnert an Verhältnisse, wie sie die abdominale Flankenmuskulatur zeigte.

84) *Musculus lateralis sextus mesothoracis*, *II pm₆* (Textfig. 2); segmentaler, epimeraler, »sternalpleuraler Seitenmuskel«; vgl. bei Luks die *Flexores coxae*, Fig. 3 und 4 *fcs* mit gleicher Funktion; vgl. auch *III pm₆* (53), entspricht bei *Locusta* (AMANS') dem 1.^o *musc. axillaire postérieur*.

Der sehr kräftige Muskel entspringt an der Epimeralgelenkplatte *p₁* (cupule), verläuft nach unten vor den Stigmentracheen an den hinteren Seitenrand der Hüfte, wo er entfernt vom Hüftgelenk nahe dem Hinterwinkel *b* in kurzer, sehr spitzer Sehne ansetzt.

Da der Muskel das Bein ähnlich dem *II dm₂* (75) nach hinten, jedoch seitlich abführt, ist er ein *Depressor coxae*; der hauptsächliche Angriffspunkt ist vielmehr das Flügelgelenk, da für die Bewegung des Beines der obere Stützpunkt fehlt, und die Tiere beim Zirpen, also bei erhobenem Flügel, einen unabhängigen Gebrauch des Mittelbeines zeigen. Als Flügelmuskel ist er ein direkter *Depressor alae*, indem er die Epimeralgelenkplatte (*p₁*) nach unten zieht.

85) *Musculus lateralis septimus mesothoracis*, *II pm₇* (Textfig. 2); segmentaler, epimeraler, »intrapleuraler« Seitenmuskel.

Der lange, schmale und dünne Muskel entspringt oben am epimeralen Oberrande in der weichen Haut am Grunde des eingesenkten Analgelenks an einer chitinösen Stelle *p₂*, verläuft, sich dem vorigen Muskel nähernd, nach unten und setzt in der weichhäutigen, epimeralen Fläche etwa im mittleren Drittel dicht vor und über dem Stigma an.

Eine erhebliche Funktion ist für ihn nicht nachzuweisen; für den Flügel schon aus dem Mangel einer festen unteren Anheftung. Er zeigt bei wenig scharfer Querstreifung auch sonst den Bau fibrillärer Muskeln, auch bezüglich der Reaktion auf Eosin; einen Bau, wie ihn solche Muskeln zeigten, deren funktionelle Bedeutung gering ist.

86) *Musculus lateralis nonus mesothoracis*, *II pm₉* (Textfig. 2); segmentaler, tergalpleuraler, epimeraler Seitenmuskel.

Er entspringt im oberen Drittel der Pleuralleiste *lp*, in langer Ansatzlinie weit nach oben reichend und verläuft schräg einwärts ans Tergit; er setzt platt und sehnig an am äußersten Seitenrande des paarigen, scutalen Seitenfeldes (*dt₁*), in ganzer Länge des Ansatzes des dritten Tergalplättchens (*a₃*), ohne auf dieses überzugreifen.

Auch er — vgl. *III pm₉* (56) — zieht den Seitenrand abwärts und nähert ihn dem also emporgehobenen Pleuralgelenk: eine der der dorsoventralen *Constrictores thoracis* (CHABRIER) ähnliche Funktion, durch welche die chitinöse Spitze des hinteren Tergalplättchens (*a₃*) nach oben gestoßen wird.

87) *Musculus lateralis decimus mesothoracis*, *II pm₁₀* (Textfig. 2); segmentaler, tergalpleuraler, episternaler Seitenmuskel; er entspricht dem 3.^o der *muscles axillaires antérieurs* der *Locusta* (AMANS'), dem kleinen *antédorso-axillaire*.

Der dünne, schwache, parallelfaserige Muskel ist kräftiger als der metathorakale *pm₁₀* (57); er entspringt am vorderen Ende des Episternum an der Kante der der metathorakalen Pleuralhöhle gleichenden, episternalen, einspringenden Lamelle hinter *II pm₁₄* (91) ansetzend, verläuft einwärts, parallel dicht hinter der präsegmentalen Lamelle gelagert, vor den Dorsoventralmuskeln an das proximale Ende dieser Lamelle und setzt auf der Hinterfläche seitlich von *II dlm₂* in längerem Ansatz an.

Da der Muskel dadurch, daß er den episternalen Oberrand nach innen zieht, die Pleuralhöhle vertieft, und da der Angriffspunkt nicht am andern Ende liegen kann, so ist er auf das Costalgelenk wirksam und als Flügelmuskel, Protractor-Expansor alae, zu bezeichnen.

88) *Musculus lateralis undecimus mesothoracis*, *II pm₁₁* (Textfig. 2); segmentaler, tergalpleuraler, episternaler Seitenmuskel.

Der dünne, parallelfaserige Muskel entspringt oben und vorn am Pleuralgelenkkopf, verläuft schräg medialwärts nach vorn und setzt an dem hinter der distalen, präsegmentalen Spange befindlichen kleinen Chitinstück *ch₁* an.

Der Muskel vertieft den vor dem Gelenk befindlichen Raum und ist, wie im Metathorax Nr. 58, ohne Zweifel als Flügelmuskel wirksam; daß er die Lamelle beeinflusst, ist im Hinblick auf die dort ansetzende Muskulatur unwahrscheinlich. Der Muskel würde daher

einen Druck von vorn her auf das Gelenk bewirken und auch das präscutale Ende herabziehen gegen das Pleuralgelenk.

89) *Musculus lateralis duodecimus mesothoracis*, *IIpm₁₂* (Textfig. 2); segmentaler, tergalpleuraler, epimeraler Seitenmuskel; ein wirklich direkter Flügelmuskel, welcher die musikalische Leistung des erhobenen Deckflügels verursacht und als Tensor analis alae bezeichnet werden kann. AMANS erwähnt ihn für *Locusta* als 2° *muscle axillaire postérieur* und *muscle du tampon*.

Der fast kubische, relativ sehr kräftige, breite und kurze Muskel entspringt gegenüber dem vorigen an der hinteren Seite des Pleuralgelenkkopfes (apophyse alifère), verläuft nach hinten direkt an das nützenförmige Chitinstück *ch₂* am Grunde des Analgelenks (proterminal) und der tiefen Hautfalte.

Er zieht das Analgelenk nach innen vor und führt den Flächen- teil des Elytron medianwärts über den Rücken des Tieres bzw. über das Analfeld des rechtsseitigen Flügels hinweg.

90) *Musculus lateralis tertius-decimus mesothoracis*, *IIpm₁₃* (Textfig. 2); segmentaler, tergalpleuraler, epimeraler Seitenmuskel.

Er steht dem vorigen sehr nahe und entspringt gleichfalls hinten am Pleuralgelenkkopf, etwas einwärts und unterhalb des vorigen; schwächer und länger als der vorige, verläuft er an die die mittlere Tergalplatte von der hinteren trennende tiefe Falte, an welcher er mit parallelen Faserzügen ansetzt, und zu deren Bestand er beiträgt¹.

91) *Musculus lateralis 4-decimus mesothoracis*, *IIpm₁₄* (Textfig. 2 und 3); segmentaler, episternaler »sternalpleuraler Seitenmuskel«; entspricht genau dem 1.° der *musc. axillaires antérieurs* der *Locusta* (AMANS).

Dieser platte, dünne und gleichmäßig schwache Muskel erscheint makroskopisch als Begleitmuskel des *IIpm₁* (79), ihm eng angelagert; er entspringt wie jener, mit etwas tieferem Ansatz oben als vorderster Muskel etwas medianwärts von ihm an der äußersten Vorder- ecke des Episternums (appareil de pronation AMANS'), nahe der Inter- segmentalhaut, an der nach innen einspringenden Lamelle vor *IIpm₁₀*

¹ Vorstehendes ist das Ergebnis der schwierigen, mehrfach wiederholten freihändigen Präparation, sowie der mikroskopischen Nachprüfung an nicht leicht zu deutenden, frontalen und queren Schnitten. Wenngleich ich dies Ergebnis als ein bestimmtes betrachte, so sei doch bemerkt, daß es mir nicht gelang, den Ansatz des Muskels an der Falte im Zusammenhang frei zu präparieren.

ansetzend; er verläuft nach vorn und abwärts. Die mikroskopische Untersuchung zeigt, daß er zwar dicht vor dem siebenten Dorsoventralmuskel (78) verläuft, von ihm aber durch einen in das Elytron führenden Nervenast getrennt ist, daß er eine kurze Strecke, in den Prothorax vorbiegend, mit dem Stigmenmuskel dort anscheinend vereinigt ist, daß er alsdann sehr platt, aber wenig verbreitert im Mesothorax dicht vor *II dvm*₇ tritt. Er setzt unten an, dicht vor *II dvm*₇ (78), ganz vorn an der pleuralseitigen Kante des Coxosternums (*cs*) (antésterneum AMANS). Querstreifung wurde nicht beobachtet. Der histologische Bau gleicht dem des siebenten Dorsoventralmuskels genau, desgleichen die Reaktion auf Hämatoxylin, so daß auch er als ein fibrillärer Muskel anzusehen ist.

Die funktionelle Bedeutung ist mindestens gering.

92) *Musculus lateralis stigmaticus mesothoracis*, *II stm*_{1a+1b} (Textfig. 2 und 3); segmentaler, intrapleuraler Seitenmuskel, doppelter Stigmenmuskel.

Der kurze, schwache, zweiteilige Muskel ist parallelfaserig und entspringt in der Intersegmentalfalte tief unterhalb des *II ifm* (101), aber vor ihm in entsprechender Ansatzlinie, verläuft nach oben und vorn. 1a) Ein Teil der Fasern setzt an unten am Vorderrand des Stigma, 1b) ein anderer kürzerer Teil geht nicht so hoch hinauf wie *stm*_{1a} und setzt an unten am Hinterrande des Stigma.

Die sternale Muskulatur.

Sie ist von LUKS für *Locusta* als »extensores coxae« bezeichnet worden.

93) *Musculus pedalis primus mesothoracis*, *II bm*₁ (Textfig. 3); segmentaler Beinmuskel; die Angaben bei *Locusta*, LUKS' Fig. 1 *ecs* für die Extensores coxae, sind auch für diesen Muskel gültig.

Er ist ein breites, sehr kräftiges, dreiteiliges Muskelpaket. Ein Faserbündel *a* entspringt an dem paarigen Leistchen der sternalen Fläche und setzt gleichbreit neben dem Vorderwinkel am inneren Hüfttrande an; ein Bündel *b* entspringt am unpaaren Leistchen und inseriert hinter dem vorigen. Der dritte Teilmuskel *c* ist besonders kräftig; er entspringt an unpaarem Leistchen vorn unterhalb der unpaaren Mesapophyse, divergiert, eingekeilt gegen den nach vorn gebogenen sternalen Hinterrand, und setzt, zum Teil über Teil *b* tretend, mit diesem zugleich am Innenrande der Hüfte an.

Der gesamte Komplex ist ein wirksamer Elevator coxae.

94) *Musculus pedalis secundus mesothoracis*, *IIbm₂*; segmentaler Beinmuskel; vgl. Luks, *Extensores coxae*, Fig. 1 *ces*.

Der sehr kräftige, kurze, breite Muskel entspringt in langem, breitem Ansatz auf der Hinterfläche der distal-breiten Mesapophysengabel, wo sie bereits mit dem Mesapodem vereinigt ist, unterhalb einer Leiste, lateralwärts über dem Ansatz von *IIrbm₄₊₅* (68); er verläuft nach unten seitwärts, sich erheblich verschmälernd, an den hinteren Seitenrand der Hüfte, wo er bandartig platt an der kräftigen Randleiste nahe dem Hinterwinkel ansetzt.

Indem er das Bein seitwärts nach hinten führt, muß er als *Depressor coxae* bezeichnet werden.

95) *Musculus pedalis tertius mesothoracis*, *IIbm₃*; segmentaler Beinmuskel, vgl. Luks, Fig. 1 *ces*.

Der kräftige, etwas platte Muskel entspringt auf der Hinterfläche der distal verbreiterten Mesapophysengabel, distalwärts unterhalb des *bm₂* ansetzend, verläuft nach innen abwärts an den Hinterrand der Hüfte, wo er nahe dem Innenwinkel, entfernt vom Hinterwinkel ansetzt.

Da er das Bein nach hinten und schräg nach innen führt, hat er als *Depressor coxae* zu gelten.

96) *Musculus pedalis quartus mesothoracis*, *IIbm₄*; segmentaler Beinmuskel; vgl. Luks, Fig. 1 *ces*.

Der Muskel ist dem vorigen ähnlich, aber kräftiger und verschmälert sich ein wenig nach unten; er entspringt an der Vorderfläche der Mesapophysengabel, genau gegenüber dem vorigen *bm₃*, nur etwas höher, verläuft abwärts durch die Hüfte an den Trochanter, wo er zugleich mit den hier bereits schnigen *IIdm₃* (76) und *IIpm₃* (81) am Vorderrande ansetzt.

Die Funktion stimmt mit den *Extensores* bei *Locusta* überein; er ist jedoch ein *Elevator* (*Extensor*) *trochanteris*.

97) *Musculus pedalis quintus mesothoracis*, *IIbm₅*; segmentaler Beinmuskel.

Der kurze, kräftige, parallelfaserige Muskel entspringt auf der Hinterfläche des distalen Endes der Metapophysengabel neben *IIbm₂* (94); er verläuft, nur wenig verschmälert, nach unten und außen an den hinteren Seitenrand der Hüfte, wo er dicht hinter dem Hüftgelenk an besonderer, einwärts vorspringender Chitinverdickung ansetzt (vgl. Textfig. 2).

Er hebt das Bein, es seitlich vom Körper abführend, und ist daher, wie man will, ein *Elevator* oder *Depressor coxae*, da er weder nach vorn noch nach hinten führt (vgl. Anm. 1).

98) *Musculus pedalis sextus mesothoracis*, *IIbm*₆; segmentaler Beinmuskel.

Der mittelkräftige, ziemlich parallelfaserige, jedoch an der unteren Anheftung schnell zugespitzte Muskel entspringt inmitten der Vorderfläche der Apophysengabel dort, wo der breitere, distale, vom Apodem gestützte Teil beginnt, gegenüber etwa *IIism* (73) und *IIbm*₂ (94) nahe der Unterkante; er verläuft nach vorn abwärts und einwärts an die Coxa, an deren Innenrande er unmittelbar vor dem Innenwinkel *d* neben *bm*₃ ansetzt.

Er kann als *Elevator coxae* bezeichnet werden, vgl. LUKS, Fig. 1 *ccs*.

99) *Musculus pedalis septimus mesothoracis*, *IIbm*₇; segmentaler Beinmuskel.

Dieser kräftige, kurze, proximal nur wenig verschmälerte Muskel entspringt an der Hinterkante der unpaaren Mesapophyse zum Teil unterflächig, verläuft nach außen an die Seitenwand der Hüfte, wo er in einer zum Hüfttrande senkrechten, vom Hinterwinkel *b* abgehenden Leiste (Textfig. 2) ansetzt.

Das Bein nach hinten führend erweist er sich als ein *Depressor coxae*.

100) *Musculus furcae lateralis mesothoracis*, *IIxm*; segmentaler Sternalmuskel, als Gabelseitenmuskel.

Die mikroskopische Untersuchung zeigt eine mächtige, aber sehr kurze Muskelfasermasse, welche Apodem und Apophyse auf der ganzen Berührungsfläche innig verbindet, so daß stellenweise nur die beiden vereinigten Hypodermissschichten zu erkennen sind. Größere Fasern finden sich noch an der Spitze des Apodems und an der Spitze der vorderen Lamelle der Apophyse. Wo die Muskeln verschwinden, findet sich öfters eine muskelähnliche, mit Eosin färbbare Zwischenmasse zwischen den Hypodermissschichten, z. B. an der hinteren Lamelle, wo Faserung und platte Kerne auf untergehende Muskulatur hinweisen.

Die Aufgabe dieses »typischen« Muskels ist ohne Zweifel eine große: er hat in Ermangelung einer chitinösen Verwachsung die feste Sternal-Pleuralverbindung herzustellen und dabei den Kontraktionswirkungen der sternalen Beinmuskulatur Widerstand zu leisten.

101) *Musculus adductor lateralis mesothoracis*, *IIifm*; segmentaler Sternalmuskel, als Gabelseitenmuskel.

Der etwa mittelkräftige, lange Muskel entspringt an der unpaaren Mesapophyse, oben nahe dem Hinterrande in schmaler Anheftung,

verläuft, sich allmählich verbreiternd, oberhalb der Längsmuskulatur nach außen seitlich an die tiefe Intersegmentalfalte zwischen Meso- und Metathorax, wo er in vertikaler, schmaler Linie ansetzt, dicht hinter dem Mesothorakalstigma (vgl. Textfig. 2).

Seine Funktionsart erscheint allein auf den Bestand der eingezogenen Falte beschränkt.

Der Mesothorax enthält demnach 36 gesonderte, zum Teil zu Komplexen zu vereinigende, oder auch doppelwertige Muskeln; es sind 3 ventrale, 4 dorsoventrale Längsmuskeln, 1 dorsoventraler Intersegmentalmuskel, 5 dorsoventrale, 14 pleurale, 9 sternale Muskeln.

Sie müssen mit den metathorakalen nunmehr verglichen werden.

b. Vergleichung und Morphologie des Mesothorax.

Bezüglich der

ventralen Längsmuskulatur

sind Homologisierungsversuche infolge der Verschiedenartigkeit der hinteren Ansätze nicht genau durchzuführen; vorn ist durch die Ausbildung der unpaaren Mesapophyse eine Änderung eingetreten; dem entspricht eine erhöhte intersegmentale Beweglichkeit und Differenzierungsweise der Muskeln. Außerdem ist (falls man nicht den unpaaren Apophysen den Wert einer Zwischensegmentbildung zukommen läßt) keine doppelt intersegmentale Muskulatur, wie im Metathorax, anzunehmen.

Der seitliche Längsmuskel $II\text{vlm}_{4+5}$ (68) entspricht infolge seines vorderen Ansatzes dem vlm_{4+5} (36) im Metathorax. Die Duplizität beider, deren Wert schon für den Metathorax hypothetisch ist, ist hier schwer zu deuten, obwohl eine funktionelle, mechanische Differenzierung nicht unwahrscheinlich sein dürfte, da gekreuzte Fasern größere Festigkeit verbürgen, als parallele.

Es bleibt somit für die beiden Muskeln der unpaaren Mesapophyse eine dem ersten bis dritten metathorakalen Längsmuskel analoge Stellung übrig. Es ist alsdann $II\text{vlm}_2$ und $II\text{vlm}_3$ (66, 67) mit $III\text{vlm}_3$ (35), d. h. dem seitwärts zum ersten Abdominalsternit führenden Teilmuskel zu vergleichen, und die Zerlegung des mesothorakalen Muskels nunmehr in zwei Teile entspricht der Tatsache, daß im ersten Abdominalsegment der laterale Teil des Sternits ein einheitlicher ist, im Thorax jedoch aus dem seitlichen Sternit die Bildung der Extremitäten sowie der paarigen Gabelapophyse seinen Ausgang genommen hat; daß $II\text{vlm}_{4+5}$ zwischen den beiden andern hindurchkreuzt, ist bei der Möglichkeit rein mechanischer Verschiebungen

nicht auffällig. Es bleibt zugleich beachtenswert, daß in *IIvbm*₂ ein intersegmentaler, ventraler Längsmuskel an der Beinbewegung teilnimmt; eine größere funktionelle Bedeutung für seine Wirksamkeit als Beinmuskel ist in Anbetracht der reichlichen und kräftigen übrigen Beinmuskulatur unwahrscheinlich, es sei denn, daß er bei Häutungen eine wichtige Rolle übernimmt; sein Wert erscheint morphologisch bedeutsam. Es ist auf ein entwicklungsgeschichtlich-hypothetisches Stadium hingewiesen, in welchem ein einheitlicher, medianpaariger Längsmuskel, zwei verschiedenen Entwicklungsrichtungen folgend, sich teilte.

Von einem Vergleich mit *IIIvbm*₁ (34) ist abzusehen.

Es ist hiernach ausreichende Homologie für die beiden typischen ventralen Längsmuskelpaare vorhanden.

Der große, medianpaarige,

dorsale Längsmuskel

des Metathorax wird hier durch zwei Muskeln vertreten; beide Muskeln sind funktionell intersegmental, sowohl der von Phragma zu Phragma ziehende *IIIdm*₁ (69), wie auch der vorn im Zusammenhang mit dem Auftreten der Präsegmentalspange zur Sonderung gelangte und auch hinten der kleinen Präsegmentalbildung folgende *IIIdm*₂ (70); daß hinten keine Trennung der Muskeln erfolgte, ist aus dem Umstande, daß die metathorakale Präsegmentallamelle durch ein kräftiges Ligament mit dem Tergit verbunden ist, ausreichend begründet. Beide sind ohne Einfluß auf die Bewegung der Vorderflügel, deren Ruhelage hauptsächlich durch eigne Elastizität erfolgt. Auch im Metathorax fand sich eine ähnliche Bedeutungslosigkeit des medianpaarigen dorsalen Längsmuskels; in beiden Fällen sind verschiedene Grade der Reduktion ausgedrückt, welche im Mesothorax eine größere ist; dabei hat die im Metathorax prinzipiell dem Senken der Flügel dienende Muskulatur im Mesothorax die Bedeutung einer ausschließlich der intersegmentalen Verbindung dienenden Muskulatur erlangt, während im Metathorax infolge des Verwachsens des ersten Abdominal-segments eine derartige Funktion fortfällt. Ferner ist klar, daß die medianpaarige mesothorakale Längsmuskulatur einen geringen oder gar keinen Einfluß auf die Spannungsverhältnisse der für die Flügelbewegung wichtigen metatergalen Seitenteile haben kann und auch kaum die Funktion eines wirksamen (*IIIIdm*₁) medialen dorsalen Längsmuskelpaares stören würde.

Anders dagegen bezüglich der seitlich dorsalen, die Segmente verbindenden Längsmuskulatur, die im Metathorax, würde sie direkt

am seitlichen Tergit ansetzen, die Flügelbewegung störend beeinflussen müßte. Es ist deshalb kein morphologischer Zufall (Vorsegmenttheorie), sondern es ist funktionell ausreichend begründet, daß die gesamte seitliche intersegmentale Verbindungs- und Bewegungsmuskulatur — z. B. auch die intersegmentalen Dorsoventralmuskeln als Rotatoren — in ihrem hinteren Ansatz, d. h. vor den flügeltragenden Segmenten, an besonderen Chitinstücken, welche muskulös oder ligamentös medialwärts mit dem Thorax zusammenhängen, ansetzen muß, so daß dem Flügelgelenkmechanismus freier Spielraum und eine Unabhängigkeit von andern Kräften bleibt, — daß die übrigen flügellosen Segmente hingegen ein einheitliches Tergit zeigen.

Es sind daher die Präsegmentallamellen als »Schnürstücke« des Tergits aufzufassen und gehören mitsamt dem betreffenden Hauptteile einem einheitlichen Segment an. Bei der von AMANS untersuchten Locustide trifft das Ausbleiben der Präsegmentallamellen mit dem Verwachsen der beiden Thorakalsegmente unter Bildung einer die Intersegmentalfalten darstellenden Innenleiste (vgl. S. 309) zusammen und bestätigt damit unsre Auffassung (vgl. auch S. 496 und im III. Teil). Es ist zu beachten, daß im Mesothorax die Reduktion der Flügel unabhängig ist von der nicht reduzierten, sondern vielmehr einer — den Mesothorax völlig übergehenden — erhöhten intersegmentalen Verbindung dienenden, daher noch vergrößerten Präsegmentallamelle; übereinstimmend hiermit besitzt der Prothorax eine große Bewegungsfreiheit.

Einen dem $III dlm_4$ (38) homologen Muskel findet man natürlich nicht, entsprechend der Verschiebung des unpaaren Mittelfeldes nach vorn.

Die Homologie der beiden Seitenmuskeln ist leicht ersichtlich. Ein Teil der Fasern von $II dlm_4$ (72) setzt vorn wie $III dlm_4$ (40) im paarigen Seitenfelde an und $II dlm_3$ (71) entspringt gleichfalls vorn im unpaaren Seitenfelde; die Verschiebungen ergeben sich aus der seitlichen Verlängerung des Mittelfeldes.

Gekreuzte Muskelfasern, welche (vgl. AMANS 1885, S. 64 und den $Ovlm_2$ [134]) vom Proterophragma der einen Symmetriehälfte zum Deuterophragma der andern ziehen, habe ich nicht gefunden.

Bei Beurteilung der dorsoventralen, pleuralen und sternalen Muskulatur darf ausgegangen werden von der Anschauung, daß eine entwicklungsgeschichtliche Sonderung der Muskeln zunächst ventral, nach Maßgabe der Beinbewegung stattfand und aus diesem

erstgebildeten Zustand zunächst die Homologien zu erkennen sind (vgl. Metathorax).

Von den

dorsoventralen Muskeln

ist der typische Rotator intersegmental. Die oberen Ansätze der fünf übrigen gehören, wie im Metathorax, dem paarigen Seitenfelde an; infolge der Veränderungen im Skelett und in den funktionellen Aufgaben sind Abweichungen eingetreten. Sie sind (vgl. Metathorax) allgemein als Constrictores des Thorax und als Flügelheber wirksam. Die Differenzierung ist wie folgt zu verstehen:

Eine Gruppe von drei Muskeln dient der Bewegung des Beines nach vorn; infolge der abweichenden Gestaltung des Tergits sind Verschiebungen in den oberen Ansätzen eingetreten.

Der Trochanterenmuskel *II dvm₅* (76) ist mächtiger als im Metathorax und gehört dem präscutalen Teile nur noch nebensächlich an; er nimmt eine dem *III dvm₄* (45) analoge Stellung ein, im Hintergrunde der, allerdings mechanisch sehr veränderten, mittleren Tergalgelenkbucht (*tb*). Seine Stelle nimmt oben der *II dvm₆* (77) ein, den man allein schon auf Grund seines identischen Baues mit dem metathorakalen homologisieren möchte, und welcher hauptsächlich zugleich mit *II dvm₇* (78) und *II dvm₅* als Flügelmuskel differenziert ist (vgl. Metathorax); für den hauptsächlich als Hüftmuskel wirksamen ersten Dorsoventralmuskel (74) ergibt sich der abweichende Ansatz im Präscutum (*t₂*), welcher mit der Unterdrückung des medialisseitigen Teiles im paarigen Seitenfelde zusammenfällt.

II dvm₇ (78) ist für den Mesothorax neu; seiner Stellung nach dürfte er ein wirksamer Flügelmuskel sein und den *III dvm₅* im Mesothorax ersetzen. Als fibrillärer Muskel und durch die untere Insertion dem vordersten Pleuralmuskel *pm₁₄* (91) nahestehend, zeigt er ein beachtenswertes, zu den Pleuralmuskeln vermittelndes Verhalten.

Der mächtige zweite Dorsoventralmuskel (75) dient der Bewegung des Beines nach hinten; er ist homolog den *III dvm₂*, *III dvm₃* und *4*; eine Sonderung des Muskels ist hier weder in Rücksicht auf die im Vergleich mit den Hinterbeinen mehr seitlich gestellten Beine, noch, infolge Fortfall des Analfächers, hinsichtlich der Flugbewegung erforderlich; auch eine Abtrennung entsprechend dem *III dvm₄* (45) ist gemäß dem Fortfall des tergalen Seitenhebels und der durch diesen verursachten Drehung des Flügels in der Längsachse nicht notwendig; der gesamte, im häutigen Flügel so feine Gelenkmechanismus erscheint hier hauptsächlich durch den breiten Ansatz des *dvm₅* ersetzt.

Für die

Pleuralmuskulatur

gilt zunächst allgemein das im Metathorax Gesagte (vgl. S. 396). Es ergeben sich folgende Homologien und Veränderungen im einzelnen.

In der 'episternalen, sternalpleuralen Muskulatur gleichen die beiden nicht an den oberen Episternalrand hinaufreichenden ausschließlichen Beinmuskeln (82, 83) völlig den metathorakalen: Eine Änderung ist für pm_5 nur insofern eingetreten, als ein Teil der Fasern zur Bewegung des Coxosternum (*est*) abgegliedert ist, und pm_4 oben einen höheren Ansatz fand. pm_5 zeigt, wie sich aus einem anscheinend gleichmäßigen, primären Muskelbelag je nach dem mechanischen Bedürfnis Fasergruppen differenzieren; es erinnert dies an im Abdomen angetroffene Verhältnisse; mechanisch wichtiger sind die drei ersten Teilmuskeln *a*, *b*, *c*. — Von den übrigen vier Episternalmuskeln entsprechen drei, welche für die Bewegung des Beines und des Flügels zugleich in Betracht kommen, ohne weiteres den metathorakalen (vgl. dort S. 396): der Trochantermuskel (81) ist kräftiger und ist daher, mehr als der metathorakale, für die Flügelbewegung in Betracht zu ziehen, pm_1 und pm_2 (79, 80) sind zwar oben räumlich reduziert und zu gemeinsamer Masse verschmolzen, jedoch wie im Metathorax als wirksame Flügelmuskeln anzusehen; die Veränderungen stehen mit der in der Episternal-Oberrandlamelle *m* vorliegenden, allgemeinen Reduktion des Episternalgelenks im Zusammenhang. Neu ist der vierzehnte Pleuralmuskel $IIpm_{14}$ (91); wie der siebente Dorsoventralmuskel (78) steht er in morphologisch begründetem Zusammenhang mit der Coxosternalbildung (*est*); entsprechend seiner histologischen Beschaffenheit als ein, dem $IIdrm_7$ hierin gleichender, fibrillärer Muskel scheint auch seine funktionelle Bedeutung eine geringere zu sein, als sie den leistungsfähigen, typischen Muskeln zukommt (dies macht auch der wenig straffe Verlauf wahrscheinlich). Auf die eigentümliche Verwandtschaft mit dem Dorsoventralmuskel $IIdrm_7$ (78) bei gemeinsamem Ansatz wird später zurückzukommen sein (S. 468).

Die beiden epimeralen, sternalpleuralen Muskeln haben an der Reduktion des Analfächers im Flügel insofern teilgenommen, als der kräftige sechste Muskel pm_6 (84) entsprechend der kleinen Gelenkplatte schwächer geworden ist. Er dient vielleicht schon eher der Beimbewegung als der metathorakale (vgl. den etwas verschobenen unteren Insertionspunkt); jedoch hat er seine Funktion als Flügelsenker behalten. In der Länge und Schwäche, sowie in der, den fibrillären

Muskeln gleichenden, histologischen Beschaffenheit ist für den hinteren Epimeralmuskel (85) ein rudimentäres Verhalten ausgedrückt; der tiefe Ansatz — über dem Stigma — ist beachtenswert im Gegensatz zu dem des gleichen metathorakalen Muskels.

Von den **tergalpleuralen** entsprechen $pm_{12,13}$ (89, 90) und pm_{11} (88) dem für den Metathorax Gesagten; ein Unterschied ergibt sich in der kräftigen, durch die Zirpfunktion begründeten Form des zwölften und in der Abspaltung des Muskels $IIpm_{13}$ (90), welcher der durch die Konzentration des Gelenkes verursachten Faltenbildung entspricht. Der neunte Muskel $IIpm_9$ (86) zeigt sich im oberen, verschobenen Ansatz der hinteren Tergalplatte genähert; seine Funktion als Herabzieher des Tergits gleicht also auch der im Metathorax wahrscheinlicheren. Mit Berücksichtigung der allgemeinen Veränderungen bleibt es wahrscheinlich, daß die hinteren Tergalplatten a_3 in beiden Segmenten homolog sind. Für pm_{10} (87) ist im Mesothorax eine Verstärkung der Funktion eingetreten, für pm_{11} eine schwächere Wirkungskraft anzunehmen, was bei der Vergleichung der Mechanik zu beachten ist.

Es ist ferner hervorzuheben, daß der hohe untere Ursprung des hinteren Epimeralmuskels pm_7 im Metathorax mit dem Fehlen des Stigma zusammentrifft.

Es ergeben sich demnach im wesentlichen völlige Homologien mit dem Metathorax bezüglich der Pleuralmuskulatur; nur ein $IIpm_8$ fehlt.

Neu für den Mesothorax ist außerdem ein doppelter Stigmenmuskel, den man dem abdominalen homolog halten kann.

Die

sternale Muskulatur

besitzt in dem Intersegmentalfaltenmuskel (101) einen Muskel, welcher deutlich das Stigma einem Bezirke anweist, welchem auch die unpaare Mesapophyse ua angehört. Die infolge des einfachen Verhaltens des zweiten Dorsoventralmuskels (75) freie Hinterrandstrecke der Hüfte bleibt muskellos. Im übrigen trifft man sämtliche metathorakalen Sternalmuskeln auch hier an, jedoch sind in Zusammenhang mit der mehr seitlichen Stellung und der mehr nach vorn ausgreifenden Funktion der Mittelbeine Abweichungen in den Stärkeverhältnissen und in der Differenzierung der Ansätze eingetreten.

Infolgedessen weist der das Bein nach vorn bewegende Muskel bm_1 (93) außer dem dem metathorakalen homologen Teil c weitere, sternalflächige Bündel auf (1); ein Verhalten, welches auf einen früheren, einfachen Zustand gleichmäßigen Muskulaturbelags im Sternit verweist

(vgl. pm_5 für die Pleura). Die oberen Ansätze der Gruppe des dritten bis fünften Beinmuskels haben sich voneinander entfernt, insbesondere ist bm_5 (97) selbständig geworden und bm_4 (96), der verstärkten Funktion folgend, an die Vorderfläche der Apophyse gerückt.

Zwei Muskeln sind neu: der sechste, bm_6 , entspricht dem Bedürfnis der energischen Vorführung des Beines und kommt hierin den Dorsoventralmuskeln zu Hilfe; morphologisch mag er am ehesten noch der Gruppe bm_{3-5} und insbesondere dem dritten, bm_3 (95) nahe stehen; jedoch auch eine Ableitung von bm_1 ist nicht unwahrscheinlich. Der siebente Beinmuskel bm_7 (99) ist mit dem Bestande der unpaaren Apophyse verknüpft und ist in gewissem Sinne dem rlm_2 (66) ähnlich; eine Zugehörigkeit zu bereits bestehenden Muskelgruppen ist nicht vorhanden, vielleicht läßt sein eigentümlicher Ansatz in der Hüfte auf ein frühes Differenzierungsstadium schließen. Der Gabelseitenmuskel zm (100) hat die Verschmelzung von Apodem und Apophyse annähernd vollzogen.

Allgemein zeigt der Vergleich mit dem Metathorax, wie mit der Verbreiterung und dem Verwachsen des distalen Gabelapophysenendes und mit Differenzierung der Beinmuskelgruppe bm_{3-5} eine proximale Verschiebung der ventralen Längsmuskulatur und des Rotator an der Gabelapophyse stattgefunden hat, eine Konzentration der intersegmentalen Verbindung medianwärts und eine Erhöhung der intersegmentalen Beweglichkeit, deren Ausdruck in der Herausdifferenzierung der unpaaren Apophyse aus dem unpaaren Gabelapophysenstammteil zu sehen ist; es ist ein der dorsalen Präsegmentbildung nicht unähnlicher Vorgang, welcher die Auffassung zuläßt, daß die unpaare Apophysenregion und somit auch das Stigma im Mesothorax diesem Segmente wesentlich angehörig ist.

E. Der Prothorax. I (hierzu Textfig. 4, 5, 6 und Schema II).

a. Einzelbeschreibung der Muskeln.

Die Längsmuskulatur.

102) Musculus prosterni primus, rlm_1 ; intersegmentaler, medianer, unpaariger, ventraler Längsmuskel.

Der dünne, quer-runde, hinten etwas stärkere Muskel ist der einzige unpaare Muskel bei *Gryllus*. Im Querschnitt erscheint er bei mikroskopischer Untersuchung als durchaus unpaarer Muskel. Er entspringt

am Hinterende der unpaaren Proapophyse unterflächig und verläuft gerade nach hinten an die Unterfläche der Mesapophyse.

Die Annäherung der beiden Apophysen durch diesen Muskel verkürzt die Ventralseite, vgl. *Ivln*₃.

103) *Musculus prosterni secundus*, *Ivln*₂; intersegmentaler, medianpaariger, ventraler Längsmuskel.

Parallelfaserig, ziemlich kräftig, breit, entspringt er an der vorderen Strecke der gerundeten Hinterkante und dem anschließenden Flächenteil der unpaaren Proapophyse; er verläuft schräg seitlich nach hinten in den Mesothorax, wo er am Grunde der Präcoxalplatte *cp* (Trochantin) vor dem Hüftgelenk am Rande der Coxa ansetzt (vgl. Textfig. 2 und 3), unterhalb *Itpm*₄ (82).

Bei geringer Bedeutung wohl für die Beinbewegung ist seine Funktion hauptsächlich eine intersegmentale.

104) *Musculus prosterni tertius*, *Ivln*₃; intersegmentaler, medianpaariger, ventraler Längsmuskel. Er entspricht dem *M. retractor prothoracis* der *Locusta*, vgl. LUKS, Fig. *Irt*_p.

Der mittelkräftige, etwas schmalere als der vorige, parallelfaserige Muskel entspringt am Hinterrande und auf der hinteren Oberfläche der unpaaren Proapophyse hinter dem *vlm*₂, bis an die Hinterecke reichend; er verläuft schräg seitwärts nach hinten an die Vorderfläche der Mesapophysengabel, wo er in der Mitte, etwa mit Beginn der zur Aufnahme des Apodems geteilten distalen Verbreiterung ansetzt.

Seine Funktion besteht in einer ventralseitigen Annäherung der Segmente.

105) *Musculus prosterni quartus*, *Ivln*₄; intersegmentaler, lateraler, ventraler Längsmuskel; er gehört zum *Retractor prothoracis* von LUKS, Fig. 1 *rtp*.

Der kräftige, im Querschnitt halbrunde, parallelfaserige, nach hinten schwächere Muskel entspringt an der Hinterecke der Proapophysengabel (*pa*), etwas lateralwärts, zugleich mit dem folgenden als kräftiger Doppelmuskel ansetzend; er verläuft schräg nach hinten und außen, kreuzt oberhalb *Ivln*₂, tritt unterhalb *Ivln*₃ und setzt dicht unter ihm, an der Mesapophysengabel nahe der unteren Kante an.

Er wirkt ähnlich dem *vlm*₃.

106) *Musculus prosterni quintus*, *Ivln*₅; intersegmentaler, lateraler, ventraler Längsmuskel; vgl. LUKS' Fig. 1 *rtp*.

Der quer-rundliche, kräftige, parallelfaserige Muskel entspringt zugleich mit dem vorigen und folgenden an der lateralen Fläche im

Hinterwinkel der Proapophysengabel (*pa*), dicht über dem vorigen, verläuft, sich von *clm*₄ alsbald trennend, diesem parallel an die vordere Fläche der Mesapophysengabel, dicht über und proximalseitig von *Irlm*₃ nahe der Oberkante ansetzend. Die Querschnittserie zeigt noch folgendes: Im größten Teil seiner hinteren Strecke erscheint der Muskel völlig einheitlich, nach vorn zu deutlich zweiteilig; die kleine ventrale Partie verbindet sich alsbald mit *Irlm*₄ und setzt einheitlich mit diesem, getrennt von *Irlm*₅, vorn an.

107) *Musculus prosterni sextus*, *Irlm*₆; intersegmentaler, lateraler, ventraler Längsmuskel.

Der kräftige, parallelfaserige, hinten im Querschnitt wenig runde Muskel entspringt dicht über dem vorigen an der Proapophysengabel in deren gerundeter Hinterecke etwas medialwärts; er verläuft schräg nach einwärts und hinten, sich allmählich von *Irlm*₄₊₅ entfernend, an die unpaare Mesapophyse, auf deren vorderer Oberfläche er spitz ansetzt.

Er wirkt ähnlich den vorhergehenden.

108) *Musculus prosterni septimus*, *Irlm*₇; segmentaler, lateraler, ventraler Längsmuskel.

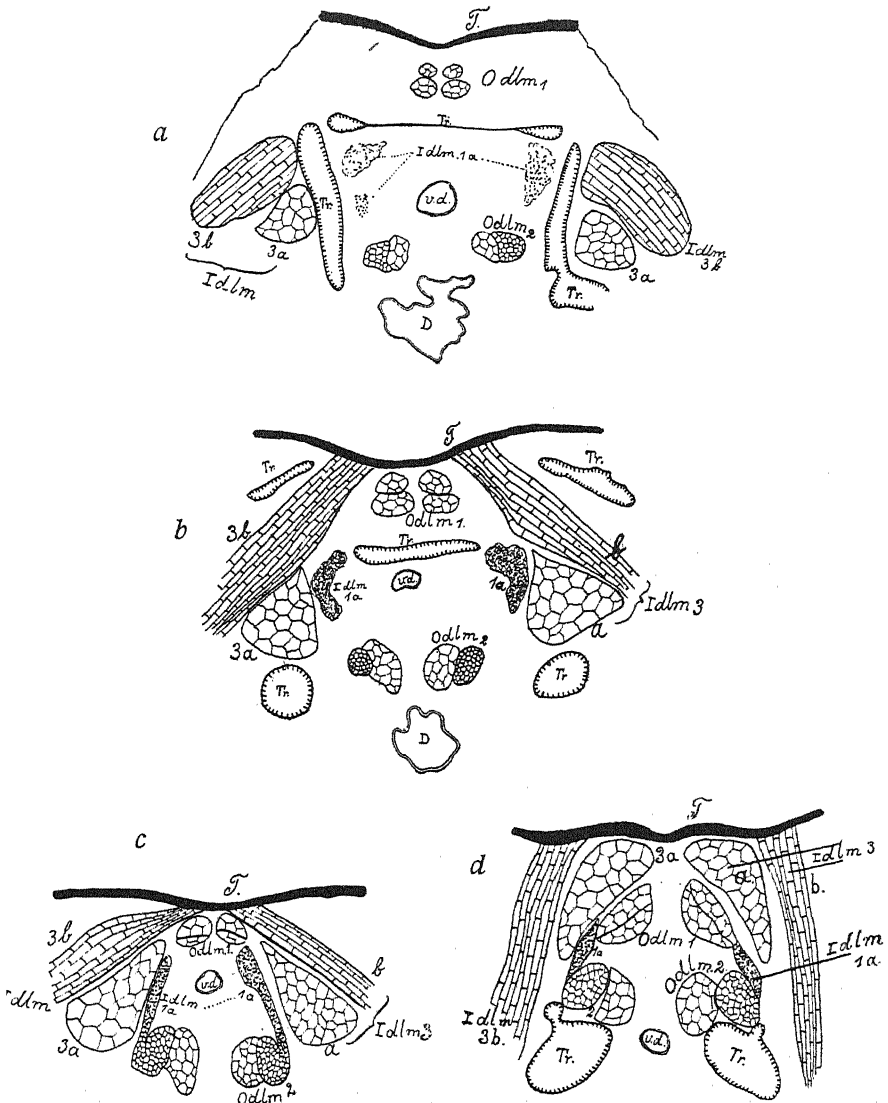
Der parallelfaserige, nach hinten etwas breitere, sehr kräftige Muskel entspringt an der gerundeten Hinterecke der Proapophysengabel, wo er medianseitig an der oberen Fläche ansetzt, verläuft nach innen und hinten an die unpaare Proapophyse, wo er an der Vorderkante und der angrenzenden Fläche bandartig platt ansetzt.

109) *Musculus pronoti primus a segmentalis*, *Idlm*_{1a}; intersegmentaler, medianpaariger, dorsaler Längsmuskel.

Der schmale, bandartig platte, im allgemeinen parallelfaserige Muskel entspringt in der Verbindungshaut des Prothorax mit der Nackenregion dicht über dem vom Kopfe kommenden Längsmuskel *Odlm*₂, dicht unter der Vorderrandslamelle des Halsschildes an schmaler Falte; er verläuft medianwärts vom folgenden Muskel gerade nach hinten an die geräumige, den Prothorax mit dem Mesothorax verbindende Intersegmentalhaut und verursacht an seinem hauptsächlichen Ansatz eine beschränkte Einziehung und chitinöse Verstärkung der Faltenhaut, divergiert im übrigen in zahlreiche, rings zerstreut ansetzende Fibrillenbündel (vgl. Textfig. 10, S. 462).

Der Querschnitt (Textfig. 4) zeigt folgendes: Der Muskel beginnt hinten (Fig. 4a), dorsal von *Odlm*₂, beiderseits nahe dem Rückengefäß, sehr zerstreut; die vereinzelter Fasern sind dicht in den Fettkörper eingebettet. Eine etwas abgegrenzte, dorsale Gruppe von

Primitivfibrillen ist gut zu unterscheiden von darunter befindlichen, sehr zerstreuten Fasern, welche zum Teil nahe dem tergalen Vorderrande



Textfig. 4a-d.

Vier Querschnitte durch den tergalen Prothorax in der Region der medianen Längslinie, um den Verlauf der dorsalen Längsmuskeln *dlm* zu zeigen. Vergr. (nach Fig. 4d) etwa $34\frac{1}{2}$ fach. Die Serie beginnt hinten im Prothorax mit Schnitt 4a und endet vorn mit Schnitt 4d, etwa in der Mitte des Halsschildes. *Tr*, Tracheen; *T*, Tergit, Halsschild; *v.d.*, Vas dorsale; Rückengefäß; *Idlm*_{1a}, der wichtige, die beiden andern Längsmuskelgruppen *odlm*₁ und *odlm*₂ direkt vereinigende Längsmuskel.

Vgl. auch im Schema II und in Textfig. 5 u. 10.

und der präsegmentalen Medianecke des Mesothorax ansetzen. Von den folgenden, lateralen Längsmuskeln ist er durch große, vertikale Tracheenstämme geschieden, welche oberhalb des Rückengefäßes durch einen eigentümlich schmalen, sehr platten, nach vorn erweiterten, horizontalen Tracheenstamm verbunden sind. Nach Verschwinden der Tracheen (Fig. 4 *b*) ist er dicht an *Idlm_{3a}* herangetreten und nimmt nun im oberen Teile einen kompakteren, länglich-rundlichen Querschnitt an; alsdann wird der wohlbegrenzte Muskel seitlich platt, tritt dicht an den lateralen Längsmuskel des Prothorax heran und scheint somit zwischen den beiden kräftigen Längsmuskeln *Odln₂* (140) und *Idlm₃* eine Verbindung herzustellen (Fig. 4 *c*), welche auf eine gewisse Zusammengehörigkeit der Muskeln hindeutet; außerdem tritt der Längsmuskel dicht an *Odln₁* heran. Aus diesen Angaben ist die zwischen den einzelnen Hauptmuskeln vermittelnde Stellung dieses Muskels zu erkennen. Die Fasern zeigen sehr deutliche Querstreifung und gleichen den typischen Muskeln; jedoch haben die Primitivbündel einen besonders kleinen Querschnitt und ähneln hierin dem lateralen Teilbündel des *Odln₂*, an welches sie angrenzen.

Der Muskel dient der Regulierung der Intersegmentalfalten.

110) *Musculus pronoti tertius*, Teilmuskel *a*, *Idlm_{3a}* (Textfigur 4 und 5); intersegmentaler, lateraler, dorsaler Längsmuskel.

Dieser sehr kräftige, breite und platte, nach hinten verschmälerte und im Querschnitt runde, dicke Muskel entspringt in der vorderen Hälfte des Halsschildes in langer Ansatzlinie, dicht neben der Medianlinie am Vorderrande beginnend, verläuft schräg seitlich nach hinten und setzt an der präsegmentalen Lamelle des Mesothorax (*tr*) an, in der distalen Hälfte, etwa dort, wo dieselbe unter Auseinandertreten der Lamellenduplikatur sich verbreitert.

Die Funktion ist die eines Retractor prothoracis zugleich mit den übrigen Längsmuskeln.

111) *Musculus pronoti tertius*, Teilmuskel *b*, *Idlm_{3b}*; (Textfigur 4 und 5), intersegmentaler, lateraler, dorsaler Längsmuskel.

Er ist noch kräftiger als der vorige; er entspringt sehr breit und platt unmittelbar hinter dem vorigen in viel längerer Ansatzlinie, den hinteren Teil der vorderen Halsschildhälfte bis zum Ansatz der Intersegmentalhaut *ish* einnehmend, gleichfalls unmittelbar neben der Medianlinie; sehr schräg seitlich nach hinten verlaufend, tritt er über den vorigen und setzt stark konvergierend und quer-rund am distalen

Ende der mesothorakalen Präsegmentallamelle (*tr*) an. Der Muskel erscheint etwas zweiteilig, indem eine hintere Fasergruppe median ziemlich senkrecht ansetzt und ziemlich parallelfaserig bleibt, während ein vorderer, schräg entspringender Teil hinten in die hintere aufgeht.

Auch dieser Muskel zieht das Halsschild nach hinten über den Mesothorax, so daß der vordere Teil der Elytren bedeckt und deren Ruhelage hierdurch gesichert bleibt. Wirkt die Ventrallängsmuskulatur allein, so wird der Hinterrand des Halsschildes gehoben und die Flügel können bewegt werden. — Der gekreuzte Verlauf der beiden großen Muskeln ist beachtenswert, deren einer, *3b*, seitlicher wirkend, vielleicht auch als Rotator anzusehen ist. (Dies müßte noch genauer experimentell festgestellt werden.) Diese beiden *dlm*₃ Muskeln sind für *Locusta* von LUKS nicht angegeben (19).

Die Dorsoventralmuskulatur (hierzu bes. Textfig. 5, 6 und 9—13).

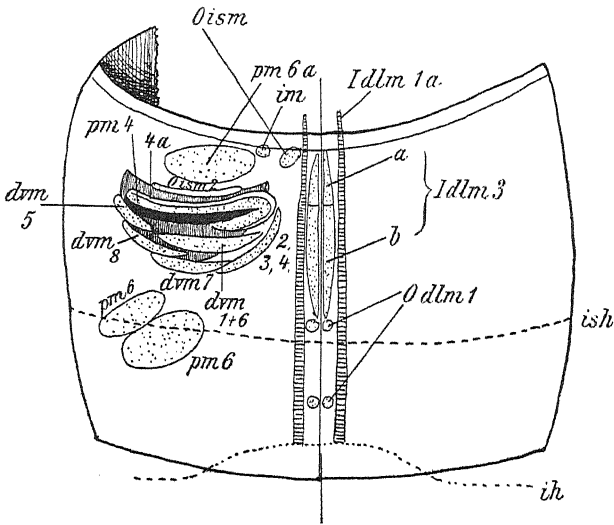
112) *Musculus intersegmentalis prothoracis*, *Iism*; intersegmentaler, dorsoventraler Muskel. Seiner Funktion nach entspricht er dem Rotator prothoracis der *Locusta*, LUKS' Fig. 1 *rp*; die Beschreibung für *Locusta* ergibt jedoch einen umgekehrten Verlauf, vom Mesosternum zum Pronotum, so daß — die Richtigkeit der Angaben von LUKS vorausgesetzt — eine Homologisierung nicht möglich ist.

Der mittelkräftige, parallelfaserige Muskel entspringt oben an der Proapophysengabel, ungefähr dort, wo dieselbe sich distalwärts zur Seite umbiegt, unweit der Hinterecke; er ist hier ein wenig platt. Er verläuft nach hinten und oben und setzt am unteren, hinteren Lamellenteil der distalen mesothorakalen Präsegmentallamelle an.

113) *Musculus dorsoventralis primus prothoracis*, *Idvm*₁; segmentaler, **vorderer** Dorsoventralmuskel. Vergleiche im einzelnen sind für *Locusta* nach den Angaben von LUKS nicht möglich. LUKS bezeichnet im Prothorax alle pleuralen und dorsoventralen Muskeln als dorsoventrale und scheidet von diesen gewisse Beinmuskeln als Extensores aus. Von seinen *Imp* (Fig. 1) entspricht wahrscheinlich der vordere dem vorliegenden Muskel. Jedoch ist vielleicht diese Muskulatur im Prothorax der beiden Tiere infolge der verworrenen Lage bei *Gryllus* überhaupt nicht mit Abbildungen bei LUKS vergleichbar.

Der sehr kräftige, zweibündelige Muskel entspringt im Halsschild hinter der gebogenen Ansatzlinie der endoskelettalen Pleurallamelle,

etwas medianseitig innerhalb des dunkelbraunen, halbmondförmigen Fleckes in gebogener Ansatzlinie; er verläuft schräg einwärts nach vorn und unten stark konvergierend an den Vorderwinkel der Hüfte, wo er zwar nicht direkt, aber nahebei am Vorderrande der Präcoxalplatte mit langem, dünnem Chitinfaden ansetzt (vgl. Textfig. 4 im I. Teil). Er ist als Elevator coxae anzusehen.



Textfig. 5.

Ansicht des Halsschildes von oben, mit Muskeln und deren (meist punktierten) Ansatzstellen. (Vergr. 19 $\frac{1}{3}$ fach.) Vgl. mit Fig. 6. *dlm*, dorsale Längsmuskeln; *dvm*, Dorsoventralmuskeln; *pm*, Pleuralmuskeln, zum Teil vielleicht nur »scheinbare«; *ism*, intersegmentale Dorsoventralmuskeln; *im*, Darmmuskel. Den eigentlichen Ansatz der Pleurallamelle kennzeichnet die dicke, schwarze Querlinie auf der senkrecht schraffierten (in Natur dunkelbraunen), halbmondförmigen Ansatzfläche der Pleurallamelle und Dorsoventralmuskulatur. *ish*, Ansatzlinie der mesothorakalen Intersegmentalhaut *ih*; dahinter also der freie Teil des Halsschildes.

114) *Musculus dorsoventralis secundus prothoracis*, *Idvm*₂; segmentaler, hinterer Dorsoventralmuskel; er ist vielleicht mit dem hinteren *Imp* Fig. 1 bei Luks zu vergleichen.

Der kräftige, sehr breite und platte Muskel entspringt oben direkt hinter dem vorigen, medialwärts und nach vorn vorgreifend, noch innerhalb des halbmondförmigen Fleckes, an dessen Medialrande in langschmaler Linie; er verläuft zunächst parallelfaserig, alsdann konvergierend nach unten und hinten, vor einem größeren Tracheenstamme vorbeidringend, hinter der Apophyse an den Hinterwinkel der Hüfte; er wird so der hinterste Muskel des ganzen Komplexes und setzt in stumpfer, kurzer Sehne an. Er enthält einen langen

Chitinfaden. Da er das Bein nach hinten und oben führt, hat er als *Depressor coxae* zu gelten.

Ein gesonderter dritter und vierter Dorsoventralmuskel ist nicht vorhanden.

115) *Musculus dorsoventralis quintus prothoracis*, *Idm₅*; segmentaler Dorsoventralmuskel.

Kräftig und parallelfaserig, entspringt er dicht hinter dem Ansatz der Pleurallamelle, hinter deren lateralem Abschnitt in mäßiglanger, schmaler Linie; in seinem Verlaufe nach unten und vorn konvergiert er allmählich ein wenig, tritt vor die Gabelapophyse dort, wo sie mit der Pleurallamelle sich verbindet, sowie zwischen die beiden vorigen Muskeln und setzt am kopfartig chitinösen Vorderwinkel des Trochanters an, zunächst mit *Ipm_{4a}* (119), alsdann auch mit den übrigen: *Ipm_{6a}* (122), *Idm₈* (117) und *Ibm₄* (130) zu einer gemeinsamen Sehne vereinigt; er bewahrt eine gewisse Selbständigkeit hierbei.

Ein besonderer sechster Dorsoventralmuskel fehlt.

116) *Musculus dorsoventralis septimus prothoracis*, *Idm₇*; segmentaler Dorsoventralmuskel.

Der kräftige, etwas platte, alsbald quer-rundliche Muskel entspringt oben genau in der Mitte des Hinterrandes des halbmondförmigen Fleckes, hinter dem vorderen Dorsoventralmuskel (113) vor dem *Ipm₆* (121). Die Größe des Fleckes variiert, so daß diese Angabe nicht für alle Fälle genau ist. Parallelfaserig und dick, verläuft er nach unten und lateralwärts in einer zum folgenden gekreuzten Richtung, teilweise etwas vor den hinteren Dorsoventralmuskel tretend, und setzt etwa in der Mitte des hinteren Seitenrandes der Hüfte lateralwärts von *dvm₂* (114) an; er enthält eine sehr lange Chitinsehne. Funktionell ist die Bedeutung als *Depressor coxae* gerechtfertigt, da er das Bein nach hinten führt.

Weitere Trochantermuskeln.

In der Hüfte selbst entspringen noch zwei Trochanterenmuskeln, deren einer oben vom vorderen, deren anderer vom hinteren Hüfttrand ausgeht, sie setzen mit den thorakalen Muskeln vorn am Trochanter, aber selbständig an. Es sind alles *Elevatores* (*Extensores*) trochanteris.

117) *Musculus dorsoventralis octavus prothoracis*, *Idm₈*; segmentaler Dorsoventralmuskel.

Der sehr breite, ziemlich platte, parallelfaserige Muskel entspringt oben seitlich hinter dem Ansatz der Pleurallamelle, hinter

Idm₅ (115) und neben und etwas hinter *Idm₁* (113), seitlich vor *Idm₇* tretend, an der Grenze des Mondflecks, in langer, etwas schmaler, lateralseitiger Anheftung, so daß die seitlichen Fasern erheblich kürzer sind als die medialen; er verläuft schräg medianwärts nach unten, in einer zum siebenten Muskel gekreuzten Richtung vor diesem und hinter *dvm₅* und *dvm₄*, dicht hinter der Apophysengabel vorbei durch die Coxa und setzt am vorderen Trochanter, zunächst mit *pm_{6a}* (122) und *bm₄* (130), schließlich auch mit *pm_{4a}* (119) und *dvm₅* (115) zu breitem, erst kurz vor der Anheftung keilförmig zusammenlaufendem Sehnenbände vereinigt, an.

Er ist als (Extensor) Elevator trochanteris aufzufassen.

Die Seitenmuskeln.

(Hierzu Textfig. 5 und 6.)

Weshalb die *Ipm₁₋₃* fehlen, vgl. S. 467 ff. und 471.

118) Musculus lateralis quartus *a* prothoracis, *Ipm_{4a}*; und

119) Musculus lateralis quartus prothoracis, *Ipm₄*; die beiden segmentalen, sternalpleuralen, episternalen Seitenmuskeln entspringen oben völlig gemeinsam am Halsschild in der vorderen Nische der Pleurallamelle und nehmen den ganzen Raum des vorderen und medialen halbmondförmigen Fleckes ein; die breite Ansatzfläche biegt also um die Innenkante der Lamelle um, wobei die Muskeln in schmalere Ansatz noch hinter derselben und vor dem vorderen Dorsoventralmuskel (113) ansetzen. Die Hauptmasse bildet der Musculus lateralis quartus; er nimmt das obere Ansatzfeld hauptsächlich ein; er verläuft, als sehr kräftiges, dickes Muskelpaket die Muldenfläche der Lamelle ausfüllend, in stark konvergierenden Faserzügen abwärts, wobei die hinteren Fasern nach vorn treten; er enthält eine Chitinsehne, vermittels derer er unmittelbar vor dem Hüftgelenk *c* an einem Chitinvorsprung spitz ansetzt.

Da er das Bein nach vorn führt, ist er als Elevator coxae zu bezeichnen.

Der Musculus lateralis quartus *a* (119) bildet vorn eine platte, hinten und medialwärts eine dickere, äußere Schicht der Muskelmasse; der gleichfalls sehr kräftige Muskel setzt zunächst mit *dvm₅* (115) zu gemeinsamer Sehne vereinigt, alsdann auch mit den übrigen thorakalen Trochantermuskeln vorn am Trochanter an, vgl. bei LUKS Fig. 2 *ecp*.

Er ist ein (Extensor) Elevator trochanteris (vgl. auch *dvm₅* und *dvm₈* [117]).

120) Musculus lateralis quintus prothoracis, *Ipm₅*;

segmentaler, sternalpleuraler, episternaler Seitenmuskel. Die von LUKS gewählte Bezeichnung *Extensores coxae* trifft im allgemeinen für die Seitenmuskeln zu, abgesehen davon, daß auch *Extensores trochanteris* unterschieden werden müssen; es mag daher dieser Muskel einem der für *Locusta* angegebenen *ecp* Fig. 2 entsprechen.

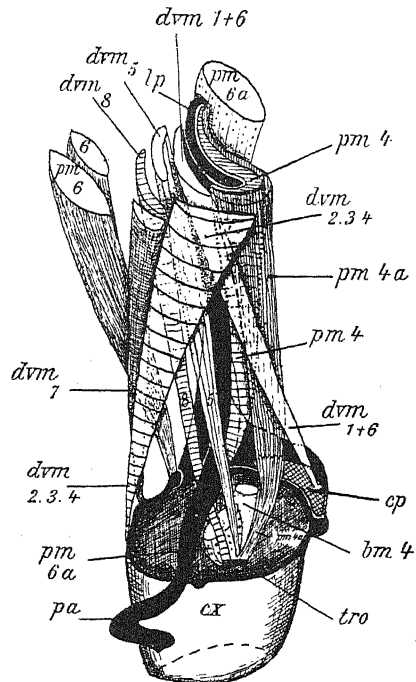
Der mittelstarke, quer-runde Muskel entspringt an der Pleurallamelle über der Mitte der Innenfläche in langem, breitem Ansatz; er verläuft vor dem *pm*₄ (118), an die Pleurallamelle gedrückt, abwärts an die Präcoxalplatte.

Ohne Zweifel ist er ein *Elevator coxae*.

121) *Musculus lateralis sextus prothoracis, coxae, Ipm*₆; segmentaler, epimeraler »sternalpleuraler, Seitenmuskel«, vgl. bei LUKS Fig. 2 *ecp*.

Dieser sehr kräftige Muskelkomplex ist wohl der bedeutendste im ganzen Thorax. Er entspringt, entfernt von den bisherigen, im hinteren Teile des Halsschildes hinter *dvm*₇ (116), in breiter, durch eine unbestimmte, dunkelbraune Pigmentierung kenntlicher Ansatzfläche. Hierbei ist zu unterscheiden zwischen zwei getrennten

Teilbündeln, deren schwächeres den lateralseitigen, vorderen Teil ausmacht und oben durch einen Tracheenstamm vom Hauptteil gesondert ist (Textfig. 9). Die Muskeln vereinigen sich alsbald zu einer konvergierenden, quer-rundlichen Masse, welche eine Chitinsehne enthält und in dieser an kräftigem Vorsprung des Hüftandes unmittelbar hinter dem Hüftgelenk ansetzt. Das kleinere Teilbündel gestattet



Textfig. 6.

Ansicht der um die Pleurallamelle *lp* gedrückten dorsoventral verlaufenden Muskulatur des Prothorax, von der medialen Seite her und etwas von oben. Die Skelettteile vgl. in Textfig. 4 im I. Teil. (Vergr. 14 $\frac{1}{2}$ fach.) Gleiche Bezeichnung wie Fig. 5. *cp*, Präcoxalplatte, Trochantin; *lp*, Pleurallamelle und *pa*, Apophyse, schwarz gehalten. Der Verlauf dieser Muskeln kann, oben begonnen in Textfig. 5, mit den fünf weiteren, sie durchschneidenden Querschnitten auf der Frontalschnittserie I—V, Textfig. 9—13 verglichen werden.

auch unten noch eine Unterscheidung; es ist infolge des mehr seitlichen oberen Ansatzes erheblich kürzer als der Hauptteil.

Da das Bein seitwärts nach hinten geführt wird, ist der Muskel als Depressor coxae zu bezeichnen.

122) *Musculus lateralis sextus a prothoracis, trochanteris, Ipm_{6a}*; segmentaler, epimeraler »sternalpleuraler Seitenmuskel«.

Der sehr breite, sehr kräftige, dicke Muskel gehört zu den größten des Thorax. Er entspringt in dem vor dem halbmondförmigen Fleck befindlichen Teil des Halsschildes in einer medial vorn — lateral hinten schrägen, breiten Ansatzfläche; er verläuft, dem Halsschildseitenlappen angedrückt, seitwärts an der Pleurallamelle vorbei und der Flächen-drehung derselben angepaßt, nach unten und hinten und setzt bei konvergierenden Fasern, in engerem Zusammenhang mit *Ibm₄* und *Idm₈*, in breitem Sehnenbände zugleich mit *dvm₃* (115) und *pm_{4a}* (119) am Vorderwinkel des Trochanter an. Den gebogenen Verlauf des Muskels erkennt man deutlich auf Frontalschnitten (s. Textfig. 9—13).

Mechanisch wirkt der Muskel nach hinten als (Extensor), Elevator trochanteris (vgl. Anm. 1).

123) *Musculus lateralis nonus prothoracis, Ipm₉*; segmentaler, epimeraler Seitenmuskel.

Das schwache, parallelfaserige, platte Bündel entspringt am Halsschild vor dem vorderen Dorsoventralmuskel *dvm₁* (113); man könnte den Muskel zu *pm_{4+4a}* rechnen, jedoch enden die Fasern bereits, wenn die Gabelapophyse herantritt, an der Pleurallamelle.

124) *Musculus lateralis undecimus prothoracis, Ipm₁₁*; segmentaler, tergalpleuraler Seitenmuskel, als episternal und epimeral aufzufassen.

Der Muskel stellt eine sehr kurze, vom oberen Ende der Pleurallamelle aus kurzstrahlig an das Halsschild ansetzende Fasergruppe, stellenweise eine, oft nur noch durch die charakteristische Eosinfärbung sichtbare, Zwischenmasse zwischen den beiden Skeletteilen dar. Der Querschnitt durch den Thorax zeigt dies am besten; besonders deutlich sind die Muskelmassen an einem Präparat, in welchem rechtsseitig diese Skeletteile noch nicht völlig genähert sind. Es sind zwei gesonderte, längere Fasergruppen, eine vordere und eine hintere, am medialen Rande erkennbar. Kürzere Fasern stellen allenthalben die Verbindung her. Da diese Beobachtungen an einem frisch gehäuteten Tiere gemacht sind, bleibt die Frage offen, ob im erhärteten Zustande eine engere Verschmelzung der Skeletteile erfolgt. Die Muskelfasern

sind typische, in den längeren Fasern mit länglichen, in den ganz kurzen mit rundlicheren Kernen.

125) *Musculus lateralis duodecimus prothoracis*, *Ipm*₁₂; segmentaler, tergalpleuraler, epimeraler Seitenmuskel (vgl. Frontalschnitt II).

Die sehr kurze, breite, zum Teil parallelfaserige Muskelmasse entspringt im oberen Teil der Pleurallamelle an der gerundeten, äußeren Seitenkante, sobald dieselbe sich oben vom Halsschild ablöst; ventralwärts werden die Fasern daher immer größer. Der Muskel setzt erheblich verdickt — so daß der Längsschnitt in mehreren Gruppen, besonders nach hinten divergierende Faserbündel zeigt (vgl. Frontalschnitt II, Textfig. 10) — am seitlichen Halsschild an und ersetzt die mangelnde Chitinverwachsung durch eine Verfestigung durch Muskelkraft.

Die funktionelle Bedeutung des Muskels ist also eine große.

126) *Musculus lateralis stigmaticus prothoracis*, *Istm*; segmentaler, epimeraler Seitenmuskel, als Stigmenmuskel.

Der schwache, parallelfaserige Muskel entspringt an der hinteren, leistenartigen Begrenzung des Prosternums in der Höhe des halben Stigmenteckels, verläuft abwärts nach vorn und setzt in der unmittelbar vor der Stigmenplatte und hinter dem Coxalrand befindlichen weichen Haut nahe dem Unterrand der Platte an.

Funktionell ist er ein Stigmenschließer.

Die sternale Muskulatur (Schema II).

Sie wird von LUKS für *Locusta* als *Flexores coxae*-Muskulatur bezeichnet, enthält aber, wie bisher, funktionell ungleiche Elemente.

127) *Musculus pedalis primus prothoracis*, *Ibm*₁; segmentaler Beinmuskel. Er stimmt funktionell mit den *Flexores coxae* bei LUKS nicht überein.

Der mittelkräftige, parallelfaserige Muskel entspringt an der Unterfläche der hinteren Umbiegung der Proapophysengabel etwa gegenüber den ventralen Längsmuskeln; er verläuft schräg nach vorn an den Innenrand der Hüfte, wo er an kräftiger Chitinleiste nahe am Vorderwinkel α ansetzt.

Da er also das Bein nach vorn und innen führt, ist er ein *Elevator coxae*.

128) *Musculus pedalis secundus prothoracis*, *Ibm*₂; segmentaler Beinmuskel; vgl. funktionell gleichbedeutend mit den *Flexores coxae* (LUKS) bei *Locusta*.

Der kräftige, ziemlich gleichbreite, parallelfaserige Muskel ist abgeplattet und teilt sich an der Insertionsstelle in zwei Teile; er entspringt an der Proapophysengabel, in breitem, langem Ansatz hinter dem *Iism* (112) proximal dem Hinterwinkel der Apophyse genähert, seitlich von den Längsmuskeln; er verläuft nach außen an den hinteren Seitenrand der Hüfte, in langer Linie ansetzend; der eine Teil setzt an der vorspringenden Randleiste oben, unmittelbar hinter dem Hüftgelenk bis an *Ipm₆* (121) heranreichend an, der andre Teil an der Hüftkante unten, seitlich vom hinteren Dorsoventralmuskel.

Da er das Bein nach hinten führt, ist er ein (Flexor) Depressor coxae.

129) *Musculus pedalis tertius prothoracis*, *Ibm₃*; segmentaler Beinmuskel.

Der schwache, platte, parallelfaserige Muskel entspringt in der Mitte der unteren Gabelapophysenfläche, distalwärts vom vorigen, verläuft wenig verschmälert nach unten an den Innenrand der Coxa, wo er an weicher Hautfalte im Innenwinkel *d* ansetzt.

Funktionell erscheint er als (Flexor) Depressor coxae unbedeutend.

130) *Musculus pedalis quartus prothoracis*, *Ibm₄*; segmentaler Beinmuskel; bei Luks anscheinend einbegriffen in die Flexores coxae der *Locusta*, ist er hier aber ein (Extensor) Elevator trochanteris.

Der kräftige Muskel entspringt an der Stelle, an welcher sich die Gabelapophyse an die Pleurallamelle anlehnt; hier setzen die Fasern an der Innenkante der Pleurallamelle, zum Teil aber auch noch an der Apophyse an, da bei Loslösung der letzteren ein Teil der Fasern mitgeführt wird (vgl. Frontalschnitt III und IV); er verläuft direkt abwärts in die Coxa und setzt vorn am Trochanter in breiter Sehne mit den vier übrigen thorakalen Muskeln an, wobei die besondere Gemeinschaft mit den beiden epimeralen Trochanterenmuskeln *Idivm₈* (117) und *Ipm_{6a}* (122) hervorzuheben ist; er ist nächst *Ipm_{6a}* (122) der kräftigste dieser fünf Muskeln.

Ein fünfter und sechster Muskel fehlt.

131) *Musculus pedalis septimus prothoracis*, *Ibm₇*; segmentaler Beinmuskel.

Dieser unter-mittelkräftige, schmale, lange und parallelfaserige Muskel entspringt auf der unpaaren Proapophyse an der seitlichen Ecke; er verläuft schräg seitwärts nach vorn an den Hinterwinkel

der Hüfte, unterhalb dessen er tief an der Kante ansetzt als unterster Muskel.

Die funktionelle Bedeutung erscheint gering.

132) *Musculus furcae lateralis prothoracis*, *Iim*; segmentaler Sternalmuskel, als Gabelseitenmuskel. Gemäß der in den Segmenten bestehenden Homologien ist hier ein Muskel zu erwarten, jedoch ist die Existenz desselben nicht mehr mit Bestimmtheit nachzuweisen.

Im oberen Teile der Berührungsfläche von Apophyse und Pleurallamelle sind Muskelreste nicht mit Sicherheit zu erkennen; im untersten Teile sind die Muskelfasern dem vierten Beinmuskel (130) zuzuschreiben. Im übrigen ist folgendes zu sehen: Zwischen den Skelettteilen befinden sich zunächst die beiden typischen, platten Hypodermis-schichten mit rundlichen Kernen; eine dritte Kernlage, die auf Muskulatur schließen ließe, ist nicht vorhanden. Im unteren Teile sind gestreckte Kerne und fadenzellige Bildungen sichtbar, wie sie auch sonst in der Hypodermis beobachtet sind; es sind schließlich schmale Verbindungsstränge zu sehen, welche von Hypodermiszelle zu Hypodermiszelle unter Auslöschung der Basalmembran ziehen. Die Verbindungsmasse macht im übrigen einen andern Eindruck als z. B. die muskellose Verbindungs-(Anlehnungs-)stelle des unteren Pleurallamellenendes mit dem vorderen Sternalrande; schließlich macht die intensive Eosinfärbung der Zwischensubstanz, verglichen mit der allgemein eosinschwachen Färbung der Hypodermis die Anwesenheit von muskulösen Elementen wahrscheinlich. Durch Kochen in Kalilauge wird die Verbindung der Skelettteile gelöst.

133) *Musculus protractor intestinalis*, *Iim*; muskulöses Aufhängeband des Darmes, Darmmuskel.

Der dünne, schmale, parallelfaserige, unregelmäßig begrenzte Muskel ist vom Fettkörper eng umlagert; er entspringt vor dem medialen Ende des Pleurallamellenansatzes dicht am Vorderrande des Halsschildes entfernt von der Medianlinie, verläuft zwischen den Phragmen in den Metathorax schräg nach unten, teilt sich zunächst in zwei Äste und verteilt sich mit diesen, noch weiter gegabelten Ästen an der Seitenwand des im Metathorax beginnenden Magendarmes. Der histologische Bau und die Färbungsreaktion dieses schwachen Muskels gleicht dem fibrillärer Muskeln.

Die Übersicht ergibt 32 **prothorakale** Muskeln, von denen 3 dorsale, 7 ventrale Längsmuskeln sind, 6 als dorsoventrale, 9 als

pleurale Muskeln, unterschieden wurden und 6 sternale Muskeln sind; außerdem ein Darmmuskel.

Morphologisch ergeben sich hiernach folgende Anschauungen:

b. Vergleichung und Morphologie des Prothorax.

Der im Tergit einheitliche Prothorax zeigt durch das Schwinden der Pleurenregion, durch das feste Endoskelett und durch sehr abweichende Muskelverteilung einen Unterschied von den bisher besprochenen Thorakalsegmenten; derselbe liegt hauptsächlich darin begründet, daß die Muskulatur innerhalb des Segments nur noch in den Dienst der Vorderbeinbewegung tritt, die im Zusammenhang wohl mit der grabenden Funktion dieser Beine eine größere Kraft erfordert. Die bereits im Mesothorax durch Auftreten einer unpaaren Apophyse *ua* angedeutete Erhöhung der intersegmentalen Verbindung ist hier zu einer intersegmentalen, gelenkigen Beweglichkeit fortgeschritten, welche die Abtrennung der medianpaarigen, ventrale Längsmuskulatur tragenden unpaaren Apophyse (*ua*) mitsamt einem poststernalen Zwischenabschnitte, dem epimeralen Sternit *est* (sternellum COMSTOCK), zur Folge hatte.

Ventrale Längsmuskulatur.

Infolgedessen betreffen die eingetretenen Veränderungen zunächst die medianpaarige Muskulatur: Außer den im Mesothorax angetroffenen zweiten und dritten Längsmuskeln (vgl. dort S. 412) verbindet ein unpaarer Muskel (102) die beiden unpaaren Apophysen; er bietet in seiner Stellung Analoges zum medianpaarigen, ersten metathorakalen Längsmuskel *III vlm₁* (34): der Beweglichkeit der verbundenen Bezirke entspricht dieser völlig neue, der medianpaarigen Muskulatur wohl angehörige Muskel, dessen Existenz im Mesothorax funktionslos wäre.

Der im Mesothorax einheitliche laterale Doppelmuskel *vlm₄₊₅* ist hier in zwei gesonderte Stränge zerlegt, welche eigentümlicherweise den *II vlm₃* in die Mitte nehmen; es ergeben sich hieraus wieder beachtenswerte Kreuzungsverhältnisse (19). Die Zusammengehörigkeit der beiden Muskelstränge wird bekräftigt durch einen kleinen Verbindungsmuskel. Der gleichfalls von ihnen abzuleitende *vlm₆* entspricht der mesothorakalen, unpaaren Apophyse. *I vlm₇* ist ein neuer Verbindungsmuskel vom Sternum *st (pa)* zum poststernalen, epimeral abgetrennten Sternit *est (ua)*.

Diese Befunde gestatten einen Rückschluß auf die Mannigfaltigkeit der Kraftwirkungen in diesem Intersegmentalbezirk, für welche in der zu den übrigen entgegengesetzten Stellung der Vorderbeine ein ursächlicher Zusammenhang bestehen mag; vgl. auch die Beobachtungen an lebenden Tieren, welche die Wichtigkeit dieser Region darstellen, wenn das Insekt aus der horizontalen Ebene unter Aufbiegung des Prothorax an einer senkrechten Wand hinaufklettert. Der ventrale Bezirk verliert dabei nicht an der bei der äußerst losen, dorsalen Verbindung um so mehr erforderlichen Festigkeit. Der Bewegung des Halsschildes, welches über den größeren Teil des Mesotergits tritt und zum Schutze und der Ruhelage der Elytrenwurzel dient, ist weitester Spielraum gelassen.

Hiermit, sowie mit dem Mangel der Phragmen und dem Mangel der präsegmentalen Lamellen (*tr*) im Prothorax steht im Zusammenhang, daß für die

dorsale Längsmuskulatur

weniger die Voraussetzung meso- und metathorakaler Differenzierungszustände, als die der abdominalen, einfachen Verhältnisse gemacht werden muß. Präsegmentallamellen, Felderung des Tergits und Phragmen ließen sich zwanglos mit der Existenz der Flügel in Zusammenhang bringen. Mit allem dem trifft es also zu, daß eine vorn im Protergit ansetzende Muskulatur scheinbar fehlt; der einzige Rest einer allgemeinen medianen dorsalen Längsmuskulatur scheint der die Intersegmentalfalten verbindende, medianpaarige Muskel (109) zu sein, vergleichbar den dlm_1 des Thorax und Abdomens.

Inwiefern die beiden lateralen Längsmuskeln $Idlm_{3a+b}$ dem dlm_3 und dlm_4 im Mesothorax (71, 72) und Metathorax (39, 40) entsprechen oder nur einem von beiden, bleibe dahingestellt; sie sind im allgemeinen durch den hinteren Ansatz als homolog charakterisiert. Sieht man den der Mittellinie genäherten, vorderen Ansatz dieser beiden prothorakalen Muskeln, so drängt sich die Anschauung auf, es möchte in der Mittellinie des Halsschildes ein dem unpaaren Meso- und Metascutum entsprechender Teil zu suchen sein, der zum Vorteil des Seitenteils auf kleinsten Raum beschränkt wurde.

Es fehlt demnach ein von Phragma zu Phragma führender (vgl. II, III dlm_1 [37, 69]) und ein Präsegmentalspannen verbindender (vgl. II $Idlm_2$ [70]) Muskel in Übereinstimmung mit dem Mangel der Flügel. Es sind demnach an der dorsalen Längsmuskulatur Reduktionerscheinungen für den Prothorax erkennbar.

Es sei schon hier angedeutet, daß diese sich aus der bisherigen

vergleichend-anatomischen Betrachtung zwingend ergebende Anschauung bezüglich der *dln* eine provisorische ist; in größerem Zusammenhang wird die Frage später noch weiter erörtert werden (vgl. S. 449 u. S. 454, Abs. 1).

Die gesamte, dicht um die Pleurallamelle (*lp*) und umeinander gedrehte (vgl. Textfig. 6),

scheinbar ausschließliche Dorsoventralmuskulatur

enthält nur zum Teil echte dorsoventrale Muskeln, die nach Maßgabe ihrer Ansätze an der Hüfte herausgesucht werden müssen; denn bei den gleichartigen Funktionen, denen Pleural- und Dorsoventralmuskeln im Sternit dienen, und dem Mangel jeglicher Aufgaben im Tergit, sind Differenzierungen nur ventral morphologisch begründet, und es ist zu untersuchen, ob die im allgemeinen zusammengedrängten, jedoch im einzelnen gut begrenzten oberen Ursprungsstellen der Muskeln nur eine Folgeerscheinung der durch die Verschiedenartigkeit der unteren Ansätze bewirkten, verschiedenartigen Zugwirkungen ist, oder der Ausdruck einer Reduktion einer auch dorsal ontogenetisch etwa begründeten Differenzierung.

Echte Dorsoventralmuskeln.

Der typische, intersegmentale Muskel kehrt wieder: *Iism*.

Die oberen Ansätze der fünf übrigen *dvm*-Muskeln sind medianseitig und hinter dem Ansatz der Pleuralleiste zu suchen. Der also bestimmte, dem bisherigen Tergit etwa gleichwertige Bezirk ist demnach sehr reduziert und nach hinten verschoben; er kann etwa dadurch begrenzt werden, daß man (vgl. Textfig. 5) vom Vorderende des dorsalen Längsmuskelansatzes *I dlm_{3a+b}* eine Linie an die mediale Ecke des Pleurallamellenansatzes und vom Hinterende jener Muskeln eine flache Bogenlinie an die laterale Ecke desselben zieht.

Der erste Dorsoventralmuskel, *I dvm₁*, repräsentiert einen Muskel, welcher eine Art Mittelstellung einnimmt zwischen dem bisherigen ersten Pleuralmuskel *II, IIIpm₁* (79, 48) und dem bisherigen *II, III dvm₁* (74, 42) nebst *II, III dvm₆* (77, 47); infolge des Mangels eines Präscutum erscheint er einheitlich, jedoch im sternalen Ansatz ein wenig vom Vorderwinkel *a* der Coxa entfernt. Auch den hinteren Dorsoventralmuskel *I dvm₂* trifft man einheitlich wieder. Am Tergit liegen beide medianwärts von den übrigen.

In dem vor der Proapophyse vorbeiziehenden Muskel darf man den vom Meso- und Metathorax bekannten *dvm₅* erblicken, der andernfalls fehlen würde; denn es ist anzunehmen, daß die vordere Dorsoventralmuskulatur auch im Prothorax an der Trochanterbewegung

teilnimmt; es ist nicht unwahrscheinlich, daß auch der dritte Pleuralmuskel pm_3 (81, 50) in ihm enthalten ist (vgl. später S. 468 ff.).

Völlig neu sind der siebente (116) und achte (117) Dorsoventralmuskel. Ersterer darf infolge seiner Nachbarschaft, besonders auch unten, zum hinteren Dorsoventralmuskel als ein selbständiger, auf den Außenrand der Hüfte bezogener Teil dieser im Metathorax an den Innenrand der Coxa differenzierten Muskelgruppe angesehen werden. Die ähnliche Auffassung dürfte für den achten dvm (117) gültig sein, welcher — ein bisher noch nicht angetroffenes Verhalten — als Trochantermuskel hinter der Apophyse verläuft; sie ist um so wahrscheinlicher, als noch ein ähnlicher, ein Pleuralmuskel, bekannt ist, pm_{6a} (122), und es bisher nicht aufgefunden wurde, daß aus einer einzigen Muskelkategorie, sei es dvm_2 oder pm_6 , zwei funktionell gleichwertige Teilmuskeln zugleich (dvm_{6a} u. s.) entwickelt wurden. Auch die Funktionsverstärkung der Vorderbeine, welche auch in der reichlichen Trochantermuskulatur ersichtlich wird, kommt der Auffassung entgegen, daß dementsprechend entwicklungsgeschichtlich noch für die hintere Dorsoventralmuskulatur (dvm_2) die Möglichkeit einer Teilnahme an der Trochanterbewegung (dvm_7) gegeben war.

Inwiefern Tracheen und Nerven gerade im Prothorax für die Morphologie der Muskulatur von Bedeutung sind, habe ich nicht näher untersuchen können.

Für die

Pleuralmuskulatur

ergeben sich große Verschiebungen in den oberen Ansätzen und den besprochenen ähnliche Gesichtspunkte der Differenzierung.

Der hier sehr mächtige und zweiteilig gewordene epimerale Pleuralmuskel pm_6 ist leicht wiederzuerkennen und in seinem oberen Ansatz nach hinten verschoben.

Von den episternalen Muskeln ist der vierte (118, 119) dorsal um die Pleurallamelle umgebogen; durch nur mikroskopisch bestimmbare Trennungslinie im tergalen Ansatz sondert sich von diesem der Muskel pm_{4a} als Trochanteren-Pleuralmuskel. Es wird in einem besonderen Abschnitt (vgl. pleurale Muskulatur S. 463) untersucht werden, ob er wirklich homolog ist dem meso- und metathorakalen, episternalen Pleuralmuskel pm_3 (81, 50), was sehr zweifelhaft ist. Denn es wird (vgl. S. 468, 469 f.) gezeigt werden, daß im Prothorax die Vorbedingung und Notwendigkeit der Differenzierung eines pm_3 nicht vorlag. Für den tief in der Pleurallamelle entspringenden

Muskel Ipm_5 ist eine Identität mit dem bisherigen pm_5 (83, 52) sehr wahrscheinlich.

Ein Hinweis, daß pm_{6a} (122) nichts mit der episternalen Muskulatur zu tun hat, scheint in der Zwischenschiebung des zweiten »mikrothorakalen« ism_2 (144) zu liegen, welcher andeutet, daß an seinem Ursprunge die Vorderrandsregion des Tergits sich befindet. Dieser eigentümliche Trochanterenmuskel erweist sich mit Sicherheit dadurch als ein epimeraler, daß er hinter der Apophyse in den Trochanter verläuft und insofern Analoges zu dvm_8 (117) bietet. Sein oberer Ansatz und sein eigentümlicher, lateraler Verlauf kennzeichnen ihn als einen Seitenmuskel; ist er demnach als ein Teilmuskel von pm_6 (121) anzusehen, so ergibt sich ein mit der bisherigen Gesetzmäßigkeit der Differenzierungsweise der Muskulatur übereinstimmendes Bild, vorausgesetzt — was noch zu beweisen ist —, daß pm_{4a} ein echter, sternalpleuraler Seitenmuskel sei. Die episternale, sowie die epimerale Dorsoventralmuskulatur und die epimerale, wie die episternale Pleuralmuskulatur liefern im Prothorax je einen Trochanterenmuskel, also insgesamt vier, während dies im Meso- und Metathorax nur für die episternale Seitenmuskulatur, vielleicht aber auch nicht einmal für diese und dann nur noch für die dorsoventrale gilt (vgl. Abschnitt: Pleuralmuskulatur S. 463); dabei zeigt sich ein Gegensatz: epimeral und episternal, auch unten in der Vereinigungsart zu gemeinsamer Sehne.

Die Pleuralmuskulatur verteilt sich demnach: episternal der Pleurallamelle dicht angelagert, epimeral etwas entfernt und vor sowie hinter deren Oberansatz breit gelagert.

Dies hat eine eigentümliche Anschauung zur Folge: Der rückgebildete, eigentlich tergale Bezirk ist, wenn man sich bildlich so ausdrücken darf, durch den lateral nach vorn und hinten mächtig entwickelten Seitenanteil, den wahren Halsschildseitenlappen, überwachsen und verdrängt worden, wobei die Verschiebung des epimeralen Bezirks nach vorn auffällig ist, sowie der Umstand, daß die bisher unterhalb einer Seitenduplikatur ansetzende, bisher als »echte« sternale Pleuralmuskulatur angesprochenen Ipm_{6+6a} nun tergal, gemeinsam mit den Dorsoventralmuskeln ansetzen. Ist der Halsschildseitenlappen — man vergleiche mit dem dvm im Abdomen — aber eine tergale Fortsatzbildung, nicht aber pleurale Falte, so wird entweder auf einen zunächst wahrscheinlicheren Vorgang hingewiesen, daß die als sternalpleural unterschiedene Muskulatur entwicklungsgeschichtlich im tergalen Ansatz

große Veränderungen — nämlich Entfernung vom Ursprung an der Pleura, d. h. unterhalb des Halsschildseitenlappens, und vielmehr eine sekundäre Verlagerung an das Tergit — erlitten hat; oder es wird auf einen entwicklungsgeschichtlichen Zustand hingewiesen, in welchem diese oder überhaupt die pleurale und die dorsoventrale Muskulatur gemeinsam zu charakterisieren sind; gleichwohl und wahrscheinlicher kann für den Prothorax an der Unterscheidung nur von sternal- und tergalpleuraler Seitenmuskulatur wie bisher festgehalten werden, wodurch ein Rückbildungsvorgang im Tergit und alsdann für die verlagerten pm_6 und $6a$ sekundär ein für die Dorsoventralmuskulatur gültiges Verhalten eintritt. Das Weitere muß hier allerdings die Entwicklungsgeschichte ergeben.

Jedoch sei auch hier bemerkt, daß später in größerem Zusammenhang durch vergleichende Betrachtungsweise eine neue Anschauung versucht werden soll, und die bis hierhin entwickelten Schlüsse provisorisch sind (S. 477, 490).

Der Ansatz der episternalen, sternalen Pleuralmuskulatur beweist im übrigen, daß die Pleurallamelle (lp) der bisherigen Pleuralleiste entspricht und zwar zugleich auch noch dem schmalen, episternalen (pl_1) Bezirk, während der Halsschildseitenlappen als epimeralseitig (zu pl_2 bezogen) aufgefaßt werden muß (Textfig. 12).

Das Auftreten einer tergalpleuralen Muskulatur zeigt gleichfalls, daß die Pleurallamelle der Pleuralleiste entspricht und im Prothorax Reduktionserscheinungen vorliegen; es kann natürlich von Homologien keine Rede sein, jedoch bietet der Ipm_9 (123) zu II und $IIIpm_9$ Analoges, der Ipm_{12} (125) zu II und $IIIpm_9$ (86, 56) und auch zu II und $IIIpm_{12}$ (89, 59), sowie der Ipm_{41} (124) zu II und $IIIpm_{11}$ (88, 58) und etwa II und $IIIpm_{12}$. Diese Analogien sowie die Pleuralleiste, deren Existenz für die Flügelbewegung bei *Gryllus* vorausgesetzt werden muß, machen Reduktionserscheinungen auch in diesem Sinne wahrscheinlich, worauf später zurückzukommen ist.

Es bleibt alsdann für die Pleurallamelle die Anschauung einer von dem Epimeron (pl_2) abgelösten (d. h. durch eine tiefe und weite pleurale Faltung ventralwärts, nach unten befreiten) Skelettbildung, deren Oberende pl erheblich verlängert und durch den Ipm_{11} (124) am Tergit (vgl. Meso- und Metathorax) befestigt wurde, wobei mit der Verstärkung der Funktion der Vorderbeine ein ursächlicher Zusammenhang bestehen mag (vgl. Textfig. 14, S. 491).

Ein Stigmenmuskel ist vorhanden, aber abweichend ausgebildet (126).

Für die

sternale Muskulatur

ergeben sich keine wesentlichen Veränderungen.

Ein siebenter Beinmuskel (131) ist auch hier der Ausbildung der unpaaren Apophyse (*ua*) gefolgt und beweist die Zugehörigkeit derselben zur paarigen Apophyse. Der oben sehr weit distalwärts von der Apophysenwurzel entfernte vierte Beinmuskel *Ibm*₄ hat zum Teil bereits in der Pleuralleiste *lp* einen Ansatz gefunden und trennt unten in der Sehne als mittlerer Muskel die beiden Gruppen der dorsoventralen-pleuralen Muskeln. Ein Vertreter des für den Mesothorax speziell entwickelten Muskels *bm*₆ ist hier nicht zu erwarten; zeigt doch die gesamte Muskulatur des Innenrandes der Hüfte *bm*₁ und *bm*₃ (127, 129) eine geringe Ausbildung, die Muskulatur des coxalen Seitenrandes und des Vorderwinkels des Trochanters hingegen eine mächtige Entwicklung und Differenzierung. Von der im Meso- und Metathorax vorherrschenden Muskelgruppe *bm*₃, *bm*₄, *bm*₅, *bm*₆ (62 ff., 95 ff.) ist hier (abgesehen von *bm*₄) nur noch der schwächliche *bm*₃ (129) anzutreffen; es sind also solche Muskeln rückgebildet, welche in erster Linie im Zusammenhang mit der Bildung der Gabelapophyse zu stehen scheinen (vgl. oben S. 397, 418, ferner 472).

Allgemein betrachtet zeigt der Prothorax noch außerdem, daß die Muskulatur an der Gabelapophyse basalwärts an deren hintere Biegung konzentriert ist. — Ist im übrigen angedeutet, daß ein Entwicklungsgang, der zur Bildung von Flügeln führte, zwar stattfand, jedoch durch Vorherrschen ventral-lokomotorischer Aufgaben rückgebildet wurde, so wird die Schlußbetrachtung der Pleuralmuskulatur überhaupt zeigen, wieweit die bereits öfter (Krüger [1898] usw.) auf spekulativem Wege gestellte Frage nach Prothorakalfügeln etwa beantwortet werden könnte (vgl. S. 489) (12).

Die Vergleichung der drei thorakalen Segmente

ermöglichte eine Homologisierung und vergleichende Mechanik der Muskulatur derselben — für den Meso- und Metathorax auf einer sehr engen Grundlage, für alle drei Segmente besonders ventralseitig genau durchführbar. Es ist demnach sämtliche, vor dem Prothorax befindliche Muskulatur von diesem auszuschließen und einem andern Segment zuzurechnen. Es muß sich alsdann zeigen, ob sie charakteristisch genug ist, um auf ein weiteres, etwa thorakales Segment schließen zu lassen. Es

ist dabei selbstverständlich, daß nur von ganz allgemeinen Voraussetzungen der Vergleichung ausgegangen werden darf, wenn man nicht etwa annimmt, daß im untergegangenen Segment ein Bein primär angelegt, jedoch wieder rückgebildet sei (VERHOEFF).

(Es wäre dies eine für den ganzen Thorakal- und Kopfbezirk eigentümliche Erscheinung, daß bei der vorherrschenden Bedeutung der Extremitätenanteile in diesen Segmenten und bei der (noch näher zu betrachtenden) in der Richtung nach vorn allmählich zunehmenden Steigerung in deren Funktion hier durch Rückbildung der Extremität, aber Erhaltenbleiben des Segments, eine Unterbrechung jener Steigerungskontinuität erfolgt, auch entgegen einem bisher für diese Bezirke gültigen Prinzip, daß Spuren untergegangener Segmente zunächst durch die Reste der Anhänge nachweisbar sind.)

Es liegt in der Differenzierung des Prothorax ein wichtiger Gesichtspunkt für die weitere Betrachtung, nämlich: Der **ventrale Gegensatz zwischen einem mechanisch rein intersegmentalen Abschnitt (unpaare Apophyse), den man einen epimeral-sternalen nennen darf, und einem auf die nach vorn gerichtete und wirksame Extremität bezüglichen episternal-sternalen Abschnitte.**

Für die Halshaut ergeben sich nun folgende vom Prothorax aus topographischen und zum Teil aus morphologischen Gründen auszu-schließende Muskeln.

F. Die Halshaut, der »Mikrothorax«. O. (Hierzu die Textfig. 7, 8, 9—12 und Schema II.)

a. Einzelbeschreibung der Muskeln.

Die Längsmuskulatur.

134) Musculus »microsterni« secundus, *Ovlm*₂; intersegmentaler, medianpaariger, ventraler Längsmuskel, welcher durch seinen diagonal gekreuzten Verlauf von der einen Körperhälfte in die andre ein einzig dastehendes Verhalten zeigt.

Der sehr lange, schmale, bandartig platte, unter-mittelkräftige Muskel ist parallelfaserig und nur nach vorn zu etwas verschmälert; er entspringt am Vorderende der ersten Kehlplatte *a*, wo er spitz inmitten der Fläche lateral neben dem Dorsoventralmuskel *Odm*_α beginnt; er verläuft schräg nach hinten und innen, kreuzt etwa über der Kehlplatte *m*, über dem Bauchmark, über den *Ovlm*₃ der bisherigen, sodann unter den hinteren Teil des *Ovlm*₃ (137) der andern Körperhälfte her, begegnet hier in medianer, rechtwinkliger Kreuzung seinem Gegenüber der andern Körperhälfte — der, linksseitig vorn beginnend, unter (es wurde nicht festgestellt, ob er dies stets tut, oder ob er auch, individuell verschieden, über dem andern verlaufen kann)

dem rechtsseitigen verläuft, geht unterhalb des Muskels *Ovlm₃* (135) in die andre Hälfte des Prothorax an den vorderen Seitenrand der Hüfte, hinter dem Ansätze des *Idvm₁* (113) vorbei und setzt nahe dem Vorderwinkel der Hüfte und der Basis der Präcoxalplatte an.

Ob der Muskel, funktionell vielleicht als Rotator anzusehen, wirksam ist, bleibt in Anbetracht der genügenden, reichlichen Nackenmuskulatur unwahrscheinlich; er ähnelt funktionell den *vlm₂* der andern Segmente des Thorax (vgl. 103, 66), indem er vielleicht die Ablage der alten Haut erleichtert und dabei, unter Veränderung der intersegmentalen Zwischenräume, insbesondere durch Zug in der Längsrichtung des Körpers die Enthäutung des Beines erleichtern könnte; sein Dasein ist auch hier weniger funktionell als vielmehr morphologisch zu begründen und insofern verständlicher.

Histologisch weicht er, gleich den übrigen *vlm₂*, vom Bautypischer Fasern nicht erheblich (vgl. vordere Anheftung) ab.

135) Musculus »micro«sterni tertius, *Ovlm₃*; intersegmentaler, medianpaariger, ventraler Längsmuskel.

Der lange, parallelfaserige, ziemlich schwache Muskel ist dünner als z. B. der *Ovlm₅*. Er entspringt am Innenwinkel der ersten Kehlplatte *a* in besonderem, kleinem Chitinplättchen *c*; er verläuft gerade nach hinten an die Vorderfläche der Proapophysengabel *pa*, in deren Mitte etwa, etwas proximalwärts ansetzend.

Durch Vertiefen der Kehlfalte nimmt er als Retractor inferior, Depressor capitis ohne Zweifel an der Abwärtsbiegung des Kopfes teil, welche durch die folgenden Muskeln veranlaßt wird:

136) Musculus »micro«sterni quartus, *Ovlm₄*; intersegmentaler, lateraler, ventraler Längsmuskel; er entspricht dem Depressor capitis der *Locusta*, Luks' Fig. 1 *dc*.

Der kräftige, parallelfaserige, abgeplattete Muskel entspringt am Tentorium des Kopfes, an dessen medianpaarigem, spitzem vorderem Fortsatz er vorn auf der Oberfläche ansetzt; er verläuft etwas schräg auswärts nach hinten, wo er dicht mit dem folgenden verbunden, aber im Querschnitt gesondert ist, an die Apophysengabel, an welcher er vorn, etwas unterflächig gegenüber dem *Iism* (112), proximalwärts neben vorigem, *Ovlm₃*, ansetzt.

137) Musculus »micro«sterni quintus, *Ovlm₅*; intersegmentaler, lateraler, ventraler Längsmuskel; vgl. Depressor capitis, Luks' Fig. 1 *dc*.

Der gleichfalls kräftige, parallelfaserige, etwas platte Muskel

entspringt inmitten der seitlichen Hälfte des Tentorium, auf dessen hinterer Fläche lateral, dicht neben obengenanntem (S. 290) Vorsprunge; er verläuft ziemlich gerade nach hinten an die Vorderfläche der Proapophysengabel, wobei er entsprechend seinem etwas tieferen, vorderen Ansatz unter dem $Orlm_4$ her kreuzt und auch tiefer als dieser, proximalwärts an der Apophyse dicht neben ihm ansetzt.

In seiner Funktion gleicht er den vorigen als Depressor capitis.

138) Musculus »micro«sterni quintus a , $Orlm_{5a}$; intersegmentaler, lateraler, ventraler Längsmuskel.

Der mittelkräftige, parallelfaserige, platte, »pleural«seitige Längsmuskel entspringt innen und unten an der hinteren Fläche des seitlichen Hinterhauptsringes, lateral oberhalb vom Grunde des Kehlsorns (Textfig. 7, 11); er verläuft als lateralster Muskel der gesamten Halshautmuskulatur, parallel dem Oberrande der Kehlplatte a , dicht über ihr nach hinten in den Prothorax, wo er an der Vorderkante der Pleurallamelle ziemlich ventralwärts, jedoch oberhalb der Stelle, in welcher sie mit dem sternalen Vorderrande zusammentrifft, ansetzt (vgl. Frontalschnitt III, wo er irrtümlich mit 5, nicht $5a$, bezeichnet ist).

139) Musculus »micro«noti (oder pronoti) primus, $Odln_1$; intersegmentaler, medianpaariger, dorsaler Längsmuskel. Er ist für *Locusta* nicht beschrieben, vgl. LUKS.

Der etwa mittelkräftige, quer-rundliche, parallelfaserige Muskel entspringt, vorn zu schnigiger Spitze verschmälert, an der äußersten Spitze des Nackensorns am Hinterhauptsring (vgl. Textfig. 7, 10); er verläuft nahe der Medianlinie dicht unterhalb der Nackenhaut und des Halsschildes, einwärts vom Muskel $Idln_{1a}$ (109) nach hinten, tritt zeitweise in engere Verbindung mit diesem Muskel, wird alsdann frei und teilt sich in eine dorsale und eine ventrale, quer-rundliche, schon lange im Querschnitte des vorn einheitlich quer-runden Muskels angedeutete, Fasergruppe, deren obere mehr vorn, deren untere nahe dem Hinterrande in der hinteren (von der Intersegmentalhaut bedeckten), freien Halsschildhälfte inseriert, dicht neben der Medianlinie (Textfig. 4, 5).

Er ist ein Retractor superior, Elevator capitis.

140) Musculus »micro«noti (oder pronoti) secundus, $Odln_2$ (Textfig. 4, 10); doppelt-intersegmentaler, medianpaariger, dorsaler Längsmuskel. Er ist von LUKS, Fig. 1 *mp*, als Elevator capitis für *Locusta* beschrieben.

Der mittelkräftige, parallelfaserige, quer-rundliche Doppelmuskel ist kräftiger als der vorige. Er entspringt vorn schmal, einheitlich und spitz-sehnig, zugleich mit dem vorigen am äußersten Nackensporn des

Hinterhauptsringes; er verläuft medianwärts schräg nach hinten, unterhalb des vorigen Muskels an die präsegmentale Lamelle des Mesothorax, an deren Medianende er vorn gegenüber dem *Idm₂* ansetzt. Beide Anheftungspunkte sind mobil, besonders der vordere, so daß der Muskel ein Heber des Kopfes ist. Noch deutlicher zeigt der Querschnitt die Zusammensetzung aus zwei Muskelbündeln. Die Fasern des lateralen, oberen Teilbündels sind im Querschnitt viel kleiner, d. h. dünner und feiner; sie gehen ja, wie bei *Idm₁a* (109) erwähnt wurde, streckenweise eine engere Verbindung mit diesem Längsmuskel ein; sie repräsentieren den hinten schwächeren Teil, der mehr vorn die Dicke des Hauptteils erreicht.

Die Dorsoventralmuskeln (vgl. Textfig. 5, 7 und Frontalschnitte Textfig. 9—12).

Für die beiden zunächst folgenden Muskeln soll die von LUKS für *Locusta* gewählte funktionelle Bezeichnung beibehalten werden, da die morphologische Deutung mit Schwierigkeiten verknüpft ist.

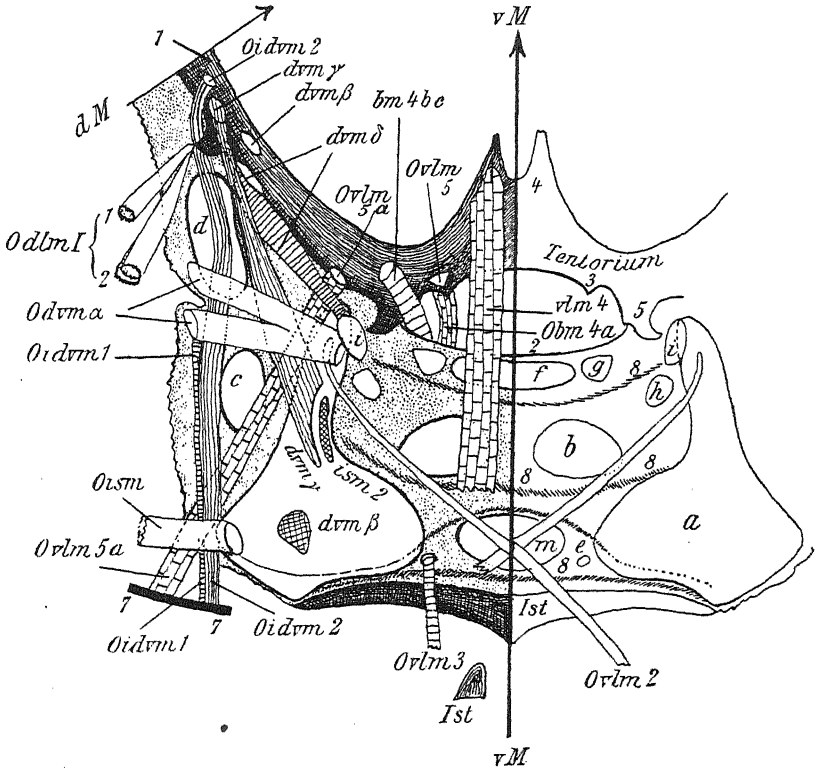
141) *Musculus rotator capitis externus primus*, *Oidm₁*; Textfiguren 7 u. 11, vom Prothorax nach vorn »intersegmentaler« Dorsoventralmuskel, welcher zum folgenden gehört (siehe dort). Sein oberer Ansatz räumt ihm eine besondere Stellung ein. Dieser äußerst feine Muskel konnte mit großer Sicherheit nur auf der Frontalschnittserie gefunden werden.

Der sehr dünne, nur aus wenigen Fibrillenbündeln bestehende Muskel entspringt, gemeinsam und zunächst einheitlich mit dem folgenden, an der Vorderkante der Pleurallamelle dort, wo diese mit dem sternalen Vorderrande des Prothorax zusammentrifft; er macht sich alsbald völlig selbständig und begleitet den Hauptmuskel, medianwärts angelagert nach oben verlaufend; er trifft mit dem oberen Ansatz vom *Oidm₂* zusammen in der weichen Nackenhaut oberhalb der Nackenplatte *c*. Es ist zu erwähnen, daß das mikroskopische Präparat unverletzt ist und der beschriebene Befund mehrmals nachgeprüft wurde; es liegt der Beobachtung daher kein Fehler zugrunde.

Funktionell verdient der schwache Muskel seinen Namen nicht recht, wohl aber durch seine Zugehörigkeit zum folgenden.

142) *Musculus rotator capitis externus secundus*, *Oidm₂*; Textfig. 7, 10—12, vom Prothorax nach vorn »intersegmentaler« Dorsoventralmuskel, wodurch er (mit *Oidm₁*) von allen bisherigen abweicht.

Der dünne, platte, schmale und lange Muskel entspringt unten am vorderen Rande der Pleurallamelle, wo dieselbe mit dem prosternalen Vorderrande zusammentrifft; er verläuft nach vorn und oben



Textfig. 7 (vgl. mit Textfig. 1 u. 2 des I. Teils). (Vergr. 24fach.)

Die Halshaut, der »Mikrothorax«. Dorsal in der Medianlinie aufgeschnitten und ausgebreitet, innere Ansicht. (Die Halshautplatten sind hell gelassen, die Halshaut punktiert, Occipitalring und Prosternum dunkel gehalten.) *dM*, dorsale Medianlinie; *vM*, ventrale Medianlinie; *a*, erste, hintere Kehlplatte; *i*, zweite, vordere Kehlplatte; *c*, *d*, Nackenplättchen; *b*, *e*, *f*, *g*, *h*, *m*, Kehlfalten; *j*, Hinterhauptsring; *k*, Ansatz des Submentum; *l*, Tentorium, welches das obere vom unteren Hinterhauptloch trennt; mit *n*, unterem Sporn; *o*, Kehlsporn; *p*, Nackensporn (*p*, vgl. Textfig. 1, 2); *q*, Vorderkante der Pleurallamelle *lp* angedeutet; *r*, Kehlfalten; *ist*, Teile des Prosternum; *dlm*, dorsale Längsmuskulatur; *vlm*, ventrale Längsmuskulatur; *bm*, Maxillenmuskel; *dvm*—*δ*, Dorsoventralmuskeln; *ism* und *idrm*, intersegmentale Dorsoventralmuskeln; *ism* und *dvm*β, Ansatzstelle schraffiert. Die freien, gezackten Enden einiger Muskeln zeigen an, daß die Ansatzstelle des hier unterbrochenen Muskels in nicht mehr dargestellten Bezirken liegen. Die Kreuzung der ventralen Längsmuskeln *ovlm* ist, abweichend von der dem Text zugrunde liegenden Beobachtung, so dargestellt, daß der von links vorn kommende über den von rechts kommenden geht. Vgl. Text S. 439.

medianwärts vom *ovlm*3, *a*, lateral-auswärts von den »mikrothorakalen« Intersegmentalmuskeln (143, 144), alsdann lateral vom ersten Dorsoventralmuskel *odvma*, dicht unterhalb dessen oberen Ansätzen, an den Oberrand des Hinterhaupttringes, wo er nahe an der Nackenhaut,

sehr nahe der Medianlinie als oberster, am höchsten ansetzender Muskel endet.

Der Muskel ist dem gleichnamigen bei *Locusta*, vgl. Lucks' Fig. 1 *rec.*, homolog; vgl. die Beschreibung dort.

143) *Musculus intersegmentalis microthoracis*, *Oism*; (Textfig. 5, 7, 9—12), regelmäßig (nach hinten), intersegmentaler Dorsoventralmuskel; er entspricht dem *Rotator capitis internus* der *Locusta*, vgl. Lucks' Fig. 1 *rec.* und hat hier die gleiche Funktion.

Der mittelkräftige, quer-runde, parallelfaserige Muskel ist schwächer als der folgende; er entspringt an der ersten Kehlplatte *a* in der lateralen Hinterecke in schmalen Ansatz, verläuft steil nach oben in den Prothorax in einem zu *Oism*₂ gekrenzten Verlauf und setzt ganz vorn, seitlich vor dem Ansätze der dritten dorsalen Längsmuskeln (110, 111) nahe der Medianlinie an.

144) *Musculus intersegmentalis secundus microthoracis*, *Oism*₂ (Textfig. 5, 7, 9—12); intersegmentaler Dorsoventralmuskel; auch er kann bei gleicher Funktion in den *Rotator capitis internus* der *Locusta*, vgl. Lucks' Fig. 1 *rec.*, aufgenommen werden.

Der ziemlich kräftige, parallelfaserige, breite und besonders oben und unten platte Muskel entspringt in der Kehlplatte *a* nahe dem mittleren Unterrande dort, wo die Einschnürung zum schmalen, vorderen Teil eingetreten ist; er verläuft schräg nach oben, hinten und auswärts, vor dem vorigen, *Oism*, vorbeikreuzend an das Halsschild, wo er in langer, schmaler Anheftung dicht am Vorderrande des halbmondförmigen Fleckes, also parallel der Anheftung der pleuralen Lamelle, ansetzt, zwischen dem pleuralen Muskel 6*a* (122) und dem *Ipm*_{4+4a} (118, 119).

145) *Musculus dorsoventralis primus microthoracis*, *Odmα*; Textfig. 7 u. 11, »segmentaler« Dorsoventralmuskel.

Der ziemlich mittelkräftige, breite, parallelfaserige und platte Muskel entspringt am unteren Rande der schmalen, vorderen Strecke der ersten Kehlplatte *a* und, wie der Querschnitt und die Textfig. 11 zeigen, auch noch am zur zweiten Kehlplatte *i* führenden Ligamente; er verläuft schräg nach oben als der medialste aller Halshautmuskeln und teilt sich oben, insgesamt wenig verbreitert, in zwei gleiche, platte Äste, deren einer, der vordere, in der Nackenhaut neben dem oberen Hinterrande des Nackenplättchens *d* in der dort verlaufenden Hautfalte, deren kürzerer hinterer vor der Platte *e* vorbeizieht und oben, von dieser entfernt, in einer Nackenfalte hinter dem Plättchen *d* ansetzt.

Die Muskeln beziehen sich ohne Zweifel auf die Regulierung der Nackenfaltung bei den Bewegungen des Kopfes.

146) *Musculus dorsoventralis secundus* »microthoracis«, *Odmß* (Textfig. 7, 10—12); »segmentaler« Dorsoventralmuskul. Es ist nicht unmöglich, daß dieser und der folgende Muskel in dem für *Locusta* von Luks Fig. 1 *ree* bezeichneten Rotator capitis externus, dem beide funktionell gleichen, mit einbegriffen sind, zumal in Anbetracht der recht allgemeinen Angaben bei Luks; er bezeichnet allerdings die untere Insertion prosternal, was hier nicht stimmt.

Der kräftige, quer-rundliche, parallelfaserige, unten wenig breitere Muskel entspringt inmitten des hinteren, breiten Plattenteils der ersten Kehlplatte *a*, dem ersten Intersegmentalmuskel *Oism* (143) seitlich etwas genähert, verläuft nach oben an den seitlich oberen Teil des Hinterhauptsringes, wo er nahe der Oberkante, dicht an der Nackenhaut, seitlich vom Nackensporn ansetzt.

147) *Musculus dorsoventralis tertius* »microthoracis«, *Odmγ* (Textfig. 7, 10—12); »segmentaler« Dorsoventralmuskul. Da er gleichfalls ein Rotator ist, so vgl. Luks' Fig. 1 *ree* und das beim vorigen Muskel Gesagte.

Der unten breite und platte, kräftige Muskel entspringt inmitten der Kehlplatte *a*, dicht lateral neben *Oism*₂ (144), in besonders nach vorn über *Oism*₂ hinaus verlängertem Ansatz, also im schmalen vorderen Plattenteil; er verläuft etwas verschmälert und etwas mehr quer-rundlich nach oben an den oberen Teil des Occipitalringes, in dessen Mitte am Grunde des Nackensorns er ansetzt.

148) *Musculus dorsoventralis quartus* »microthoracis«, *Odmδ* (Textfig. 7); »segmentaler« Dorsoventralmuskul. Auch er kann als — auf die Platte *i* bezüglicher — Rotator capitis aufgefaßt werden.

Dieser quer-rundlich dicke, kurze, parallelfaserige und kräftige Muskel entspringt in der kurzen Oberkante des zweiten Kehlplättchens *i*; er verläuft nach oben an den seitlichen Hinterhauptsring, wo er an der Kante unterhalb des Nackensorns ansetzt.

Funktionell wurden die intersegmentalen wie die »segmentalen« Dorsoventralmuskeln im einzelnen nicht untersucht. Insgesamt gelten sie als Rotatores capitis, denen im einzelnen wahrscheinlich sehr mannigfaltige Spezialfunktionen entsprechen und die einander ergänzen. Der Reichtum an dieser Nackenmuskulatur gerade ist nicht auffallend, wenn man sieht, mit welcher Kraft und Vielseitigkeit der

Kopfbewegung *Cryllus* härtere Gegenstände, z. B. Zucker, benagt. Die funktionellen Einzelheiten werden schwierig festzustellen sein.

Es gehören noch folgende Muskeln in den Bereich der von VERHOEFF als Mikrothorax bezeichneten Halshautregion.

149) *Musculus pedalis quartus a* »microthoracis«, *Obm_{1a}*; segmentaler, sternaler Extremitätenmuskel (Textfig. 1, I. Teil).

Der etwa mittelkräftige Muskel entspringt inmitten der Tentoriumhälfte, an dem dem Ansatz von *Orbm₅* (137) dienenden Vorsprung, verläuft abwärts in die zweite Maxille und setzt an der Basis des die drei Tasterglieder, sowie die beiden Laden tragenden, gemeinsamen Grundgliedes innerhalb des Zwischenstückes an (Textfig. 7).

150) *Musculus pedalis quartus b + c* »microthoracis«, *Obm_{1b+c}*; segmentaler, sternaler Extremitätenmuskel (Textfigur 7 und I. Teil 1).

Der mittelkräftige, wieder in zwei Teilmuskeln gesonderte Maxillennmuskel entspringt am unteren Teil des Hinterhauptsringes etwas oberhalb der Vereinigung des Tentorium mit dem Seitenrand über der Basis des Kehlsporns, zwischen diesem und dem Ansatz von *Orbm_{7a}* (138), er verläuft hinter dem Tentorium medianseitig des Kehlsporns in die zweite Maxille; der Teilmuskel *c* setzt am Grunde des vorletzten Gliedes der inneren Lade an, und zwar in der Nähe der äußeren Lade; der Teilmuskel *b* tritt durch das vorletzte Glied der äußeren Lade hindurch an die Basis des letzten Gliedes derselben, an der lateralen Ecke ansetzend. Beide Muskeln setzen also an der Außenseite an und entspringen mikroskopisch gesondert am Tentorium.

Für die Beurteilung dieser beiden Maxillennmuskeln ist noch zu erwähnen: Die Taster werden nicht mehr vom Thorax aus mit Muskeln versehen. Vom Tentorium an die Kinnplatte, Mentum, ansetzende Muskulatur fehlt, dagegen entsendet der Basalrand des Kinnes, vielleicht ähnlich dem Oberrand der Hüfte, Gliedmaßenmuskeln (3).

Weitere Muskulatur empfängt die zweite Maxille nicht.

Es wurde noch festgestellt, daß im übrigen dorsoventrale Muskelzüge dem zweiten Maxillensegment völlig abgehen, daß alle übrige Kopfmuskulatur nicht mehr der zweiten Maxille angehört, und daß das erste Maxillenpaar von Dorsoventralmuskulatur (d. h. vom Scheitel her) bedient wird.

Von den 17 Muskeln des »Mikrothorax« sind also zwei dorsale Längsmuskeln, fünf ventrale Längsmuskeln, zwei vom Prothorax nach vorn »intersegmentale« Dorsoventralmuskeln, zwei nach hinten

intersegmentale Dorsoventralmuskeln, vier »segmentale« Dorsoventralmuskeln, zwei Extremitätenmuskeln.

b. Vergleichung und Morphologie der Halshaut.

Die Halshaut, der »Mikrothorax«, hat mit dem epimeral-sternalen Bezirk des Prothorax in verstärktem Maße die funktionelle Aufgabe der intersegmentalen Verbindung und Beweglichkeit gemeinsam und besitzt gleich jenem ventrale Längsmuskulatur und funktionell ebenso begründete größere Rotatoren, jedoch sechs Paar (143—148). Allein schon das typische Auftreten des nach hinten intersegmentalen Dorsoventralmuskels *Oism* (143) bezeugt, daß man es hier mit den Elementen eines neuen Segments zu tun bekommt; es ist die Frage, ob es ein sogenanntes Nackensegment ist oder aus Differenzierungen eines Kopfsegments hervorgegangen ist. An sich steht der Annahme eines eignen Zwischensegments — und sei es embryonal auch ein noch so kleiner Bestandteil, aus dem sich mit Unterdrückung aller andern Entwicklungsmöglichkeiten nur das dem definitiven Zustande funktionell Nützliche entwickeln kann — nichts im Wege (vgl. aber Anmerkung auf Seite 439). Die Embryologie hat bisher keine Stütze für ein Zwischensegment beibringen können. VERHOEFFS und BÖRNER'S Untersuchungen sind rein vergleichend anatomisch; sie sind später zu berücksichtigen.

Kann nun nachgewiesen werden, daß Elemente vorhanden sind, welche auf ein besonderes, neues Segment schließen lassen, so muß noch untersucht werden, welche Elemente — und von welchen Segmenten — im Occipitalring stecken. Es wird alsdann die Frage zu beantworten sein:

- 1) Sind das Tentorium und der Occipitalring als eine Segmentgrenze anzusehen, oder ist
- 2) das Tentorium eine Art Apophysenbildung, und ist im Hinterhauptsring wenigstens zum Teil ein pleuraler Bestandteil des »Mikrothorax« enthalten?

Nach den bisherigen Grundsätzen der Homologisierung und dem Begriffe der intersegmentalen Muskulatur kann bei den großen Veränderungen der vorderen Ansätze eine Homologisierung nur noch nach Maßgabe der hinteren Insertionen stattfinden. Dies betrifft besonders die ventrale Längsmuskulatur, die *Retractores inferiores* und *Depressores capitis*. Es ist auszugehen von Verhältnissen, wie sie die drei thorakalen Segmente boten, sowie die vom Metathorax in das Abdomen reichende Muskulatur, für welche, gleichwie in der Halshaut

am vorderen Ursprung, am hinteren Ansatz sich ein Mangel thorakal-typischen Verhaltens ergab.

Es handelt sich zunächst um die Unterscheidung der medianpaarigen und lateralen, **ventralen** Längsmuskulatur, bezüglich welcher die Ansätze an der Gabelapophyse wenig Unterscheidungsmerkmale bieten. Ein zur unpaaren Proapophyse ziehender Muskel, ähnlich *Irln*₁ (102) und *Irln*₆ (107) fehlt. Der durch seinen Ansatz an der Vordereoxa leicht kenntliche *rlm*₂ (134, 103, 66) weicht doppelt von dem bekannten Verhalten ab: Sein gekreuzter, diagonaler Verlauf ist eine bei Insekten bisher nicht bekannt gewordene Erscheinung; sein Ursprung vorn liegt nicht median-, sondern weit lateralwärts entfernt. Da er funktionell, ähnlich dem thorakalen, durch besser wirkende Muskulatur ersetzt ist, so bietet er auch hier ausschließlich morphologisches Interesse; da seine Differenzierung als eine primäre anzusehen war, so müssen die unbekannten Gründe für die Verlegung des z. B. rechtsseitigen Ursprungs in die linke Körperhälfte in frühzeitige, unbekannte Entwicklungszustände verlegt werden. Tatsache ist, daß der Bezirk der unpaaren Apophyse, d. h. die medianpaarige Muskulatur, frühzeitige und tiefgreifende Umgestaltungen erfahren haben muß (6); außerdem zeigt sich die primär für den Bezirk in Betracht kommende intersegmentale Dorsoventralmuskulatur *ism* verändert. Alle diese Muskeln setzen gleichartig im Bereich der Kehlplatte *a* an.

Wenn daher aus dem — ähnlich der bisher betrachteten lateralen, ventralen Längsmuskulatur — höheren Verlauf der *Orln*₁ (136) und *Orln*₃ (137) gleichfalls auch hier auf laterale, vorn an einem der paarigen Apophyse (*pa*) ähnlichen Chitinstück — wie gezeigt werden wird — ansetzende Längsmuskulatur geschlossen werden kann, so darf angenommen werden, daß die gesamte medianpaarige Muskulatur von den obengenannten Veränderungen betroffen ist, daß, trotz median genäherten Ursprungs des *rlm*₄, also kein Anteil derselben am Tentorium zu suchen ist, und auch der *Orln*₃ ein medianpaariger Muskel ist, verlagert wie alle diese, in erster Linie intersegmentale Muskulatur (vgl. im Prothorax, wo eine Entfernung der medianpaarigen Muskelgruppe von der an der Apophysenwurzel *pa* gleichfalls genähernten lateralen Längsmuskulatur angebahnt ist). Es liegt hierbei die Vorstellung zugrunde, daß embryonal, morphologisch vorhandene Bestandteile, sich entwickelnd, der Art und dem Grade funktioneller Beanspruchung folgen müssen und um so gründlicher umgestaltet werden, je frühzeitiger und einseitiger die letzteren zur Geltung

kommen. Man gewinnt auf diese Weise allein eine Basis der Vergleichung, wenn wir nicht von vornherein auf jeden Vergleich verzichten wollen.

Für die *Orlm₄* und *Orlm₅* ist der kreuzweise Verlauf, wie bisher, charakteristisch (vgl. S. 412) (19).

Neu ist der als seitlichster Muskel überhaupt verlaufende Längsmuskel *Orlm_{5a}*; er steht wohl am nächsten der lateralen, ventralen Längsmuskulatur, dem *Orlm₅* (137); für eine weitere Deutung ergeben sich kaum Anhaltspunkte; von Interesse wird er dadurch, daß er die seitliche Begrenzung des ventralen Bezirks, des Sternits des Segments, der Kehle, angibt; auch sein Entwicklungsgang dürfte ein frühzeitig abweichender sein. Es fällt dabei auf, daß im Gegensatz zu den bisherigen Erfahrungen die »segmentale« Dorso-ventralmuskulatur *Odvm_{α,β,γ,δ}*, **medialwärts** eines ventralen Längsmuskels des **betreffenden** (vgl. *vlm₂*) Segments liegt.

Die

dorsale Längsmuskulatur

ist sehr eigentümlich: sie ist doppelt intersegmental hinsichtlich *Odln₂* (140); dieser würde dem zweiten präsegmentalen Längsmuskel *Idlnm₂* entsprechen und ersetzt bezüglich seines hinteren Ansatzes einen Muskel, welcher im Prothorax aus Gründen der Homologien in den Segmenten verlangt werden mußte (S. 433).

Ein auf das reduzierte mesothorakale Prophragma (*ph₁*) bezüglicher Muskel wird hier, wie im Prothorax, vermißt, und es tritt auch in dieser ausschließlichen Berücksichtigung der Präsegmentallamelle (*tr*) deren bereits erwähnte (S. 414) Bevorzugung zu Zwecken intersegmentaler Verbindung hervor. Ein dem von Phragma zu Phragma ziehenden analoger Muskel konnte im Prothorax etwa noch in *Idlnm_{1a}* gesehen werden; im »Mikrothorax« ergibt sich eine solche Analogie für *Odlnm₁* (139), dessen hinterer, zweiteiliger und »rückwärts« verlegter Ansatz ein bisher unbekanntes Verhalten zeigt, der aber durch seine Beziehungen zu *Idlnm_{1a}* interessant wird (vgl. S. 420 ff. und Textfig. 4). Beachtenswert ist die auch histologisch ausgedrückte Zweiteiligkeit von *Odlnm₂*; vielleicht liegt hierin, zugleich mit *Odlnm₁* und *Idlnm_{1a}*, ein Hinweis auf einen einzigen, auf das Prophragma *ph₁* bezüglichen Teilmuskel des *Odlnm₂*. Da bisher kein Beispiel bekannt ist, daß die vorderen Ansätze der Längsmuskulatur nach vorn über das Segment hinausgehen und das Verhalten des *Oism* (143) zeigt, daß eine präsegmentale Bildung im Prothorax nicht erfolgte, so muß diese Muskulatur mit dem Hinweis auf das doppelt intersegmentale

Verhalten abdominaler, ventraler Längsmuskulatur vorläufig für eine »mikrothorakale« gehalten werden (vgl. weiteres S. 454).

Die in die

Maxillen tretende Muskulatur

entspringt am Hinterrand des Kopfes; da sie die einzige vom Thorax in die Maxillen gehende Muskulatur ist, deutet sie an, daß ein erheblicher Anteil des Maxillensegments in der Kopfkapsel nicht enthalten ist; sie ist eine sternale, wie der Ansatz am Tentorium beweist. Da nähere morphologische Untersuchungen über den Wert der einzelnen Maxillenabschnitte nicht vorliegen (1a), und da an der Basis der Kinnplatte (vgl. S. 446) Maxillennuskulatur, analog der vom oberen Hüft- rande abgehenden Beinnuskulatur, entspringt, liegt es am nächsten, daß die Kinnplatte nicht mehr als Sternit angesehen, und daß die vorliegende Maxillennuskulatur Obm_4 als dreifach differenzierte »Trochanteren«muskulatur aufgefaßt wird, vergleichbar den bm_4 im Thorax (3). Eine vom Sternit, d. h. vom Tentorium aus an den »Coxal«rand (d. h. an das Mentum) gehende Muskulatur fehlt hier; die Erklärung bietet keine Schwierigkeiten: Die Gliedmaße ist in einer nach vorn gerichteten Lage festgelegt; die Bewegung nach vorn und hinten vollzog die Dorsoventralmuskulatur, dvm_1 , die vordere, und dvm_2 , die hintere; funktionell also unnütz, fehlt sie hier und nahm daher auch nicht an der Bewegung des »Trochanter« teil. Die im Maxillenpaar der Trochanterbewegung analoge seitliche Bewegung solcher Glieder, die etwa dem Trochanter entsprechen, erfordert nur dementsprechende Muskulatur; dies besorgt die sternale Trochantermuskulatur, deren Wert schon im Thorax S. 397 erkannt wurde; nur darin sind abweichende Verhältnisse eingetreten, daß diese Muskulatur noch weitere Glieder der Maxille bedient (weiteres vgl. S. 493).

Es ist selbstverständlich, daß, wenn die Vorbedingung der Dorsoventralmuskulatur (vgl. auch S. 474, Abschn. 4, c) nicht vorliegt, eine dieselbe ja erst in höheren Organisationszuständen vielseitig ergänzende Pleural- und Sternalmuskulatur nicht verlangt werden kann (4).

Schon hierdurch tritt die Beziehung des »Mikrothorax« zum zweiten Maxillensegment zutage.

Von den

Dorsoventralmuskeln,

den Rotatoren, bietet die nach hinten intersegmentale nichts Auffälliges: Ihre Lage medianwärts von der ventralen Längsmuskulatur $Ovbm_{5a}$ (138), also eine rein sternale, und lateralwärts von $Ovbm_{4+5}$ entspricht dem bisher beobachteten Ansatz an der rein sternalen

Gabelapophyse (*pa*); sie ist zweiteilig geworden und beweist dabei wiederum, daß im Pronotum keine präsegmentale Lamelle zur Ausbildung kam. Der erste derselben, *Oism*, beweist die Konzentration des echten Tergits des Prothorax auf die Medianlinie, der zweite, *Oism*₂, die Verschiebung desselben nach hinten (vgl. bereits S. 436).

Für die topographisch segmentalen Muskeln ist ein Unterschied zwischen Dorsoventral- und Pleuralmuskulatur natürlich unstatthaft; sie bieten auffällige Merkmale:

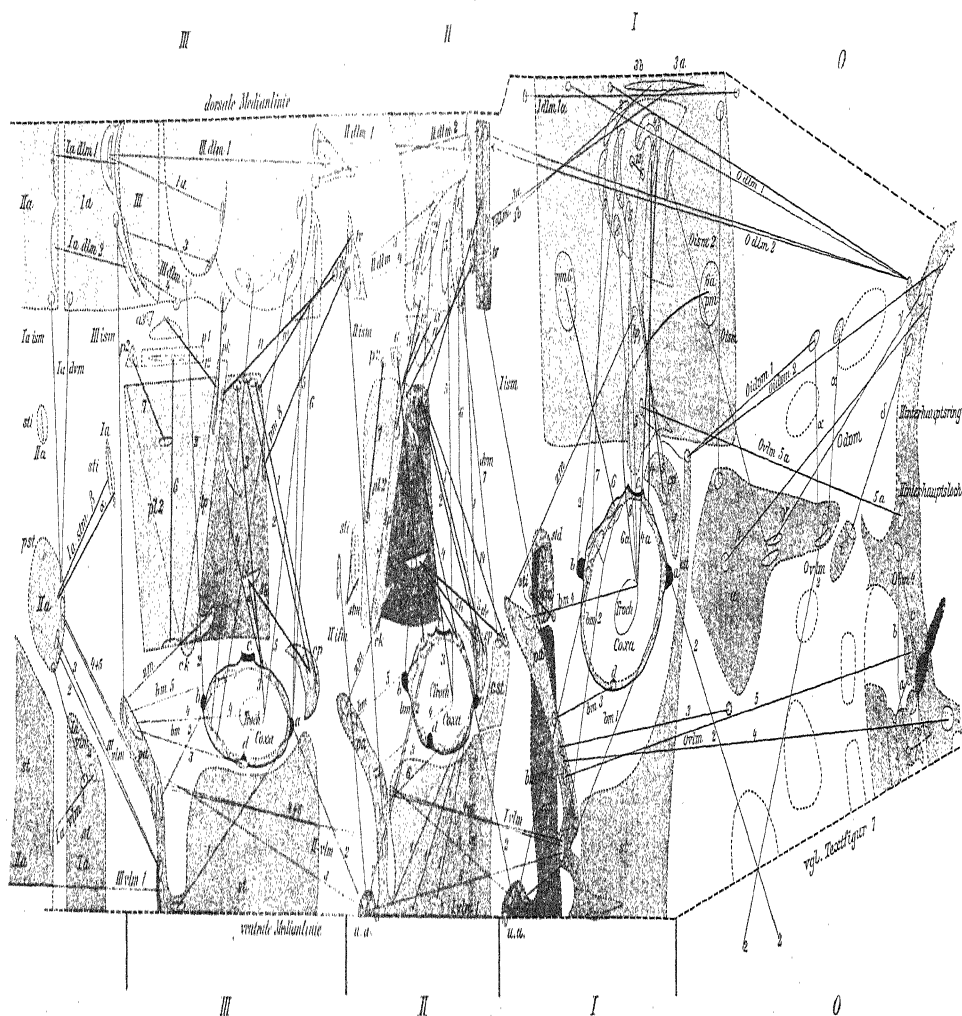
Sie würden zunächst dem *dvm*₂ entsprechende, epimerale sein müssen, deren Notwendigkeit, wie die Betrachtung der Maxille zeigte, nicht vorliegt und die sich alsdann ihrer »lokomotorischen« Aufgaben entledigt haben. In ihrem unteren Ansätze sind sie den allgemeinen, die Intersegmentalmuskulatur betreffenden Umlagerungen gefolgt und zeigen eigentümliche: *dvm* β (146) zum ersten *Oism* (143) und *dvm* γ (147) zum zweiten Intersegmentalmuskel *Oism*₂ (144), Beziehungen. Auffällig ist hierbei ferner die medianwärts von ventraler Längsmuskulatur gelegene, also sehr sternale, untere Anheftung; nun inserierte ja allerdings im Thorax die segmentale Dorsoventralmuskulatur des Hüftrandes gleichfalls in einem sternalen Bezirk; jedoch ergab sich in der mehr seitlichen Anheftung der *dvm*, am äußeren Hüftrand, bisher stets ein Gegensatz zu den innerhalb der ventralen Längsmuskeln angehefteten intersegmentalen *ism*, an welchem auch hier festgehalten werden muß.

Von völlig neuem Charakter sind die vom Prosternum aus nach vorn ziehenden »intersegmentalen« Dorsoventralmuskeln *Oidvm*; ihre obere Anheftung entspricht je einem Dorsoventralmuskel und es ist hierbei hervorzuheben, daß der zweite derselben (142) hierin dem *dvm* β und γ am Occipitalring und der erste (141) dem *dvm* α (145) in der Nackenhaut nahesteht. Die Nackenhaut ist eng und bietet somit für alle diese Muskeln nachbarliche, dorsale Anheftung.

Es sind dies alles zum Teil recht abweichende Dinge, die ohne eine Hypothese keine Erklärung finden werden; hierauf soll in andern Zusammenhänge näher eingegangen werden (vgl. S. 454).

Wie aber auch die Deutung der Dorsoventralmuskulatur ausfallen mag, es ergibt sich für den sogenannten »Mikrothorax« folgende Anschauung aus der Betrachtung des Kehlbezirks:

1) Es sind alle Bestandteile erhalten, welche, mit begründendem Hinweis auf den Prothorax, dem Kehlbezirk den Wert eines epimeralen, funktionell intersegmentalen Segmentanteils beimessen lassen.



Innere Ansicht der linken Hälfte des Thorax.

Schematische Darstellung zur Kenntnis der Thorakalmuskulatur.

Die Skeletteile sind mit punktierten Umrisen durch Schrafflur kenntlich. Von den durch Linien angedeuteten Muskeln, deren helle, punktierte Ansehtflächen annäherungsweise die Größe des Muskels angeben, sind die in der Flanke befindlichen Muskeln *pm* im Unterschied von den Dorsoventralmuskeln *dm* als stärkere Linien bezeichnet. Außerdem: *dlm* dorsale Längsmuskeln, *vdm* ventrale Längsmuskeln, *ism*, *idm* intersegmentale Dorsoventralmuskeln, *bm* sternale Beinmuskeln. Hiermit *am* u. *ifm*; *stm* Stigmenmuskeln.

0 Halshaut (>Mikrothorax<), 2. Maxillensegment.

I Prothorax.

II Mesothorax.

III Metathorax.

Ia Erstes Hinterleibsegment.

Ila Zweites Hinterleibsegment.

Die Region des epimeralen Sternits *st* mit der unpaaren Apophyse *ap* wurde im Prothorax zur besseren Anschauung gleichfalls schraffiert; diese Schrafflur entspricht daher nur im medianen Teil (vgl. Teil I Textfigur 4) einem wirklichen Skeletteil.

2) Die topographischen Befunde zwingen dazu, diesen Intersegmentalbezirk dem zweiten Maxillensegment zuzurechnen; gegenteils wäre alsdann eine Erklärung nötig, warum in einem »Mikrothorax« die episternale Region samt den Extremitäten, im zweiten Maxillensegment hingegen die gesamte Muskulatur mit Ausnahme des sternalen Extremitätenmuskels untergegangen ist.

3) Die Reduktionen in einem solchen zweiten Maxillensegment sind groß genug, um einen allmählichen Übergang zu dem noch mehr reduzierten ersten Maxillensegment, in welchem sich wohl nur dorsoventrale Muskulatur erhalten hat, zu bewerkstelligen. Die episternale Region ist ohnehin schon reduziert, und im Hinterhauptsringe enthalten entspricht sie auffallend dem auf die Pleurallamelle reduzierten Episternum im Prothorax, mit letzterem direkt vergleichbar. Die völlige Durchführung des im Prothorax bereits scharfen Gegensatzes zweier Segmenthälften, einer episternalen und einer epimeralen (vgl. S. 439), unter zunehmender Rückbildung des episternalen Bezirks, erscheint als ein natürliches und einfaches Prinzip der Morphologie in den vier Segmenten.

Auf Grund der vergleichenden Anatomie der einzelnen Segmente von *Gryllus domesticus* ist daher die Existenz eines besonderen, vierten Thorakalsegmentes, eines Metacephalsegments, eines »Mikrothorax« im Sinne VERHOEFFS für dieses Tier — und durch allgemeine Vergleichung auch wohl für die andern Insekten — in Abrede zu stellen.

Da eine dorsoventrale Muskulatur episternal nicht existiert, ist das Tergit des Maxillensegments verständlicherweise auf die schmale Leiste des Hinterhauptsringes reduziert. Sternal »Reste« sind nur die den Muskeln Ansatz bietenden, festen Kehlplatten; es ist müßig, den morphologischen Wert dieser Platten durch Vergleich mit dem Prosternum näher begründen zu wollen (14); überall wurde ja gefunden, daß ein nur einigermaßen aktiver Muskel eine Chitinverstärkung der weichen Haut bedingt; hierdurch findet die Kehlplatte *a* (Textfig. 2, 4, Teil I u. Schema II), ohne welche die Balance des Kopfes unmöglich ist, hinreichende mechanische Begründung; desgleichen das Plättchen *i*. Es sind Neubildungen sui generis.

Auch die Beantwortung oben gestellter (vgl. S. 447), den Occipitalring und das Tentorium betreffender Fragen ist unwesentlich: Eine Segmentgrenze im Sinne des Wortes ist die Leiste nicht; denn der Ganglienanteil liegt, wie in den Thorakalsegmenten, episternal. Der »Mikrothorax« ist ganglienlos, und daher der episternale Anteil

des zweiten Maxillensegments ideell in der Kopfkapsel vorhanden. Embryonal wird das Segment zum Kopfe bezogen. Im übrigen hat das Tentorium den Charakter der Gabelapophyse, gekennzeichnet durch den Ansatz der ventralen Längsmuskulatur und der Extremitätenmuskeln, den Wert des Apodems durch die »pleurale« Verbindung. Für eine Apophyse ist der Mangel des unpaaren Stammes medianwärts des Bauchmarkstranges auffällig; es darf auf die Umbeugung der prothorakalen basalen Apophysengabeln verwiesen werden, von welchen die seitliche ventrale Längsmuskulatur abgeht, welche — würden sie mit den geknieten Enden gegeneinander wachsen — eine Überwölbung des Bauchmarks, ähnlich dem Tentorium, vollziehen würden. Jedoch ist auf solche Vergleiche nicht viel Wert zu legen, und auch die Rückführung des Tentorium auf ein Stigma bleibt immerhin hypothetisch, da man den Wert früher, embryonaler, ektodermaler Einwucherungen schlecht erkennen kann, und eine starke apodemale Bildung einen gleichen Vorgang bedingen müßte (5). Der Hinterhauptsring bedeutet an der Einlenkung des Submentum (Textfig. 1, I. Teil) dem Hüftgelenkkopf (*c*), der Pleuralleiste (*lp*) Analoges (3, 14b).

Es soll hiermit gesagt sein, daß bei allgemein großen Veränderungen in den Segmenten keine speziellen Homologien mehr möglich sind und daher Versuche, wie sie z. B. für den »Mikrothorax« angestellt wurden, in funktionell gänzlich verschiedenen Regionen dennoch die Chitinstücke als Pleuren, Sternite, Schnüerstücke usw. morphologisch vergleichen zu wollen, zumal ohne Berücksichtigung der Muskulatur, von vornherein hypothetisch bleiben müssen (14).

Ist somit nachgewiesen, daß ein eignes Nackensegment nicht existiert und daß das Prinzip einer möglichst weitgehenden Beweglichkeit, verbunden mit einer gewissen Festigkeit des Zusammenhangs der Segmente untereinander für das zweite Maxillensegment, analog dem Prothorax, unter Fortfall anderer Funktionen noch mehr herrschend wird, so ergibt sich ferner durch das Erfordernis einer rotatorischen Bewegung ein großer Unterschied vom Prothorax. Es liegt theoretisch nahe, alle Differenzierungen zu diesem Zwecke von dem typischen Rotator herzuleiten, und die eigentümlichen Befunde auch in der dorsalen Längsmuskulatur und im Pronotum vereinigen sich zu einer neuen Anschauung:

In Verbindung damit, daß das Überhandnehmen in der Entwicklung bestimmter Regionen aus mechanischen Aufgaben verständlich wird, ergab sich für den »Mikrothorax« bei dem Mangel der Beinbewegung

und Atemfunktion nur die Notwendigkeit des Fortbestehens der ventralen und auch die Zulässigkeit eines Schwundes der dorsalen Region; es ist nicht unwahrscheinlich, daß dabei die dorsale Längsmuskulatur des Maxillensegments in Mitleidenschaft gezogen ist, und — ein schon bei der Betrachtung der prothorakalen Pleuralmuskulatur erwogener Vorgang (vgl. S. 437) — eine Verlagerung von Muskulatur je nach funktionellem Bedarf in Bezirke möglich ist, die morphologisch betrachtet zunächst nichts mit ihr zu tun haben.

Nimmt man daher an, daß im oberen Teile des Hinterhauptsrings Elemente des medianwärts verdrängten (vgl. S. 433, 436) Pronotum enthalten sind, eine Annahme, die ja in Anbetracht der Verschiebung der lateralen dorsalen Längsmuskulatur *Idlm_{a+b}* bis an den Vorderrand des Pronotum und der Stellung des *Oism* (143) keine Schwierigkeiten bietet, so wird folgendes verständlich:

1) Die beiden dorsalen Längsmuskeln des »Mikrothorax« füllen die im Prothorax bestehende Lücke aus. Der als Neubildung sehr verständliche Vermittlungsmuskel *Idlm_{1a}* (109) weist, im Verein mit dem *odlm₁* (139) und dem ihm benachbarten Teilbündel von *odlm₂* (140), auf einen den in den andern Thorakalsegmenten von Phragma zu Phragma ziehenden Muskeln homologen Muskel (vgl. II und III *dlm₁*) (69, 37) hin. Der zweite Teilmuskel des *odlm₂* ist der typische präsegmentale Längsmuskel. Alle diese Längsmuskeln *odlm* sind alsdann in Wahrheit prothorakale.

2) Sämtliche Dorsoventralmuskeln der Halshaut — und selbst *dm δ*, der sonst noch am ehesten einem epimeralen Seitenmuskel ähnelt —, werden, nun selbst als echte Intersegmentalmuskeln, auf den typisch intersegmentalen Dorsoventralmuskel *Oism* bezogen, und ihre untere Anheftung innerhalb der ventralen Längsmuskulatur wird unauffällig; alsdann stellt *dm β* einen nach vorn gerichteten Teilmuskel des ersten *Oism* (143), *dm γ* einen ebensolchen Teilmuskel des zweiten Intersegmentalmuskels, *Oism₂* (144), vor; *dm α* (145) ist ein auf die Nackenhaut bezüglicher, vermittelnder Muskel.

Die Entfernungen in den unteren Ansätzen der Muskeln bieten nach Kenntnis von Verlagerungsvorgängen allgemein und mit Berücksichtigung der Funktionen keine Schwierigkeiten (6).

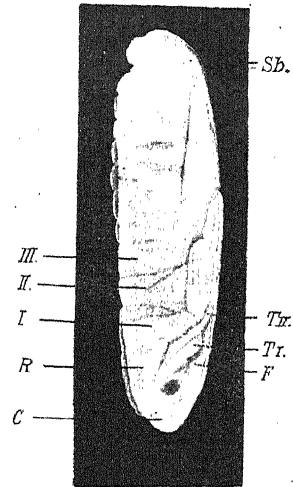
Auch diese Nackenmuskulatur *dm α—δ* ist alsdann in Wahrheit eine dem zweiten Maxillensegment angehörige intersegmentale dorsoventrale, und ihr oberer Ansatz im Hinterhauptsring ist ein dem Protergit entsprechend hoher (7).

3) Die rätselhaften, von *Ist* nach vorn intersegmentalen Muskeln

*Oidm*₁₊₂ (141, 142) würden nunmehr zu ganz vorn gestellten, segmentalen *dm*-Prothorakalmuskeln, wie sie im Metathorax — und besonders im Mesothorax in *pm*₁₄ (91) und *dm*₇ (78) fast genau so — angetroffen wurden und welche oben der unmittelbar vorn entspringenden, aber verlagerten *Odm* Muskulatur nachgefolgt sind. Dies ist um so interessanter — und wird in Erkenntnis der in der Muskelverteilung obwaltenden Gesetzmäßigkeit dadurch auch wahrscheinlicher — als der eine derselben, *Oidm*₂, auf den Hinterhauptsring, der andre, wie *Odm* α vermittelnde Teil auf die Nackenhaut Bezug nimmt.

Daß eine solche Verschiebung von Muskeln in frühen Embryonalzuständen möglich ist, möchte ich nach den im Prothorax mutmaßlichen Dingen (vgl. S. 437), z. B. auch nach den am Trochanterenmuskel *bm*₄ (130) gemachten Erfahrungen (vgl. S. 438) und den erörterten, allgemeinen Gesichtspunkten nicht bezweifeln, daß nämlich ein bestimmter funktioneller Bedarf zu größeren morphologischen Abweichungen führt.

Obige Vermutung darf um so eher ausgesprochen werden, als noch ältere Embryonen von *Gryllus domesticus* (vgl. Textfig. 8) eine enge Aneinanderlagerung des Halsschildes an das Hinterhaupt (Abschnitt *R*) bei schwacher Intersegmentalfalte zeigen. So lange jedoch Entwicklungsgeschichtliche Beweise bezüglich der Muskulatur fehlen, ist diese morphologische Wahrscheinlichkeit mit großem Vorbehalt auszuführen. Gleichwohl soll sie in nachfolgender Tabelle der Homologien und im Schema II ausgedrückt sein. Außerdem geschieht diese Annahme unter der allerdings wahrscheinlichen Voraussetzung, daß der mit *R* bezeichnete und vorn wie hinten durch eine intersegmentale Einschnürung begrenzte Abschnitt dem Kopfe angehört und die allerdings durch eine tiefere Furche von ihm abgesetzten Taster *T*_{II} ihm morphologisch zugehören, was noch nachzuweisen wäre. Dies



Textfig. 8.

Embryo von *Gryllus domesticus*, bald vor Schluß der Embryonalperiode befindlich und zum Schlüpfen bereit. Aus der Eischale herauspräpariert, aber noch in der ersten Larvenhaut befindlich, welche beim Schlüpfen des Tieres in der Eischale zurückbleibt. (Vergr. 19.) *F*, Fühler, zwischen welchen sich die Oberlippe befindet; *T*_I, Taster der ersten Maxille; *T*_{II}, Taster der zweiten Maxille; *Sb*, Raife, Cerci; *I—III*, die drei Thorakalsegmente; *R*, Region, bezüglich derer es fraglich bleibt, ob sie dem Kopf angehört oder ob sie die hier sehr erweiterte Nackenhaut darstellt.

berührt die neuerdings lebhafte Frage nach der Zahl der Kopfsegmente, der ich hier nicht nachgehen kann. Die Entscheidung der berührten Frage muß meinen entwicklungsgeschichtlichen Ergebnissen vorbehalten bleiben.

Ferner sei erwähnt, daß sich BÖRNER für eine prothorakale Natur der auffallenden dorsalen Längsmuskeln $Odlm_{1+2}$ auszusprechen scheint — allerdings in Verbindung mit der Vorsegmenttheorie.

Phylogenetisch gesprochen endlich, ist die eigenartige Differenzierung als eine sehr frühzeitige dadurch begründet, daß, wie VERHOEFF zeigt, bei sämtlichen Insektenordnungen »Nackensegmentbildungen« nachgewiesen wurden.

Tabelle II. Die homologen Muskeln des Thorax.

Wo keine Homologien statthaft sind, bedeutet ein ! Analogie.

Die beigefügten (Zahlen) bedeuten die in der Beschreibung fortlaufende Nummer. Die Pfeile im »Mikrothorax« weisen den betreffenden Muskel hypothetisch dem Prothorax zu.

| | Mesothorax | Mesothorax | Prothorax | »Mikrothorax« 2. Maxillensegment |
|--|---------------------|-------------------|--|--|
| Ventrale Längsmuskeln | (34) $IIIrlm_1$ | — | ! (102) $Irlm_1$ | — |
| | (35) $IIIrlm_{2+3}$ | (66) $Irlm_2$ | { (103) $Irlm_2$ (104) $Irlm_3$ | { (134) $Orlm_2$ (135) $Orlm_3$ |
| Ventrale Längsmuskeln | (36) $IIIrlm_{4+5}$ | (68) $Irlm_{4+5}$ | { (105) $Irlm_4$ (106) $Irlm_5$ | { (136) $Orlm_4$ (137) $Orlm_5$ (138) $Orlm_{3a}$ |
| | — | — | (107) $Irlm_6$ | — |
| Dors. Längsmuskeln | (37) $IIIdlm_1$ | (69) $Ildlm_1$ | (108) $Irlm_7$ | — |
| | (38) $IIIdlm_{3a}$ | (70) $Ildlm_2$ | (139) $Odlm_1$ | ← (139) |
| Dors. Längsmuskeln | — | — | ! (109) $Ildlm_{3a}$ | — |
| | — | — | (140) $Odlm_2$ | ← (140) |
| Dors. Längsmuskeln | (39) $IIIdlm_3$ | (71) $Ildlm_3$ | { (110) $Ildlm_{3a}$ (111) $Ildlm_{3b}$ | — |
| | (40) $IIIdlm_4$ | (72) $Ildlm_4$ | — | — |
| Intersegmentale Dorsal-ventralmuskulatur | (41) $IIIsim$ | (73) $IIsim$ | (112) $Iism$ | { (143) $Oism$ (144) $Oism_2$ (145) $Oidem_a$ (146) $Oidem_b$ (147) $Oidem_y$ (148) $Oidem_d$ |
| | — | — | — | — |
| Segmentale Dorsal-ventralmuskeln | (42) $IIIdem_1$ | (74) $IIdem_1$ | ! (113) $Iidem_1$ | — |
| | (43) $IIIdem_2$ | { (75) $IIdem_2$ | { (114) $Iidem_2$ (116) $Iidem_7$ | — |
| Segmentale Dorsal-ventralmuskeln | (44) $IIIdem_3$ | — | — | — |
| | (45) $IIIdem_4$ | (76) $IIdem_5$ | (115) $Iidem_5$ | — |
| Segmentale Dorsal-ventralmuskeln | (46) $IIIdem_5$ | (77) $IIdem_6$ | — | — |
| | (47) $IIIdem_6$ | (78) $IIdem_7$ | ! (141, 142) $Oidem_{1+2}$ | ← (141, 142) |
| | — | — | (116) $Iidem_7$ | — |
| | — | — | (117) $Iidem_8$ | — |

| | | Metathorax | Mesothorax | Prothorax | »Mikrothorax« 2. Maxillensegment |
|---------------------|--|---------------------------------|--|--|--|
| Seitenmuskeln | sternalpleurale episternale | (48) <i>IIIpm</i> ₁ | (79) <i>IIpm</i> ₁ | — | — |
| | | (49) <i>IIIpm</i> ₂ | (80) <i>IIpm</i> ₂ | — | — |
| | | (50) <i>IIIpm</i> ₃ | (81) <i>IIpm</i> ₃ | — | — |
| | | (51) <i>IIIpm</i> ₄ | (82) <i>IIpm</i> ₄ | { (118) <i>Ipm</i> ₄ (119) <i>Ipm</i> _{4a} (120) <i>Ipm</i> ₅ | — |
| | | (52) <i>IIIpm</i> _{5a} | { (83) <i>IIpm</i> _{5a} <i>IIpm</i> _{5b+c} <i>IIpm</i> _{5d+e} | | — |
| | | <i>IIIpm</i> _{5b} | | | — |
| | episternale | (53) <i>IIIpm</i> ₆ | (84) <i>IIpm</i> ₆ | { (121) <i>Ipm</i> ₆ (122) <i>Ipm</i> _{6a} | ?? (148) <i>Odrms</i> |
| | | (54) <i>IIIpm</i> ₇ | (85) <i>IIpm</i> ₇ | | — |
| | tergalpleurale episternale epimer. | (55) <i>IIIpm</i> ₈ | — | — | — |
| | | (56) <i>IIIpm</i> ₉ | (86) <i>IIpm</i> ₉ | { ! (123) <i>Ipm</i> ₉ ! (125) <i>Ipm</i> ₁₂ | — |
| | | (57) <i>IIIpm</i> ₁₀ | (87) <i>IIpm</i> ₁₀ | | — |
| | | (58) <i>IIIpm</i> ₁₁ | (88) <i>IIpm</i> ₁₁ | ! (124) <i>Ipm</i> ₁₁ | — |
| | | (59) <i>IIIpm</i> ₁₂ | { (89) <i>IIpm</i> ₁₂ (90) <i>IIpm</i> ₁₃ | !! (125) <i>Ipm</i> ₁₂ | — |
| Sternale Muskulatur | andre | — | (91) <i>IIpm</i> ₁₄ | — | — |
| | | — | (92) { <i>IIstm</i> _{1a} { <i>IIstm</i> _{1b} } | (126) <i>Istm</i> | — |
| | Beinmuskeln | (60) <i>IIIbm</i> ₁ | (93) <i>IIbm</i> ₁ | (127) <i>Ibm</i> ₁ | — |
| | | (61) <i>IIIbm</i> ₂ | (94) <i>IIbm</i> ₂ | (128) <i>Ibm</i> ₂ | — |
| | | (62) <i>IIIbm</i> ₃ | (95) <i>IIbm</i> ₃ | (129) <i>Ibm</i> ₃ | — |
| | | (63) <i>IIIbm</i> ₄ | (96) <i>IIbm</i> ₄ | (130) <i>Ibm</i> ₄ | { (149) <i>Obm</i> _{4a} (150) <i>Obm</i> _{4b+c} |
| | | — | — | — | — |
| | | (64) <i>IIIbm</i> ₅ | (97) <i>IIbm</i> ₅ | — | — |
| | | — | (98) <i>IIbm</i> ₆ | — | — |
| | | — | (99) <i>IIbm</i> ₇ | (131) <i>Ibm</i> ₇ | — |
| | andre | (65) <i>IIIxm</i> | (100) <i>IIxm</i> | (132) <i>Ixm</i> | — |
| | | — | (101) <i>IIifm</i> | — | — |
| | Darm- muskeln | — | — | (133) <i>im</i> | — |
| Rückengefäßmuskeln | | | | | |

Schema II soll diese Tabelle zum Ausdruck bringen.

Es ist nunmehr im Abschnitt G die nächste Aufgabe, a) die gesamte Muskulatur des Thorax und Abdomens nach den einzelnen Kategorien zusammenzufassen, unter Zusammenstellung morphologischer und physiologischer Gesichtspunkte und mit Berücksichtigung des Chitinskeletts. Danach werden sich b) u. c) einige Bemerkungen über die Bewegung und die Morphologie der Beine, d) u. e) über die Morphologie des tergalen Thorax, d. h. über die Morphologie der Flügel und des Halschildes nebst geschichtlichem Überblick hierüber anknüpfen. Sodann sollen g) die Frage nach dem »Mikrothorax« im Zusammenhang mit der Literatur besprochen und h) u. i) einige notwendige

Bemerkungen über die Frage nach den Vorsegmenten und den Stigmen gemacht werden.

G. Allgemeine morphologische Betrachtung des Thorax.

a. Zusammenfassung der Angaben über die Muskulatur.

1. Die intersegmentale Längsmuskulatur

diente entsprechend den reich differenzierten Segmenten als Befestigungs- und vielseitige Bewegungsmuskulatur; erklärt sie sich bereits aus diesen Gründen in ihren einzelnen Teilen von selbst, so muß doch noch in Betracht gezogen werden, daß sie beim Häutungs-vorgang keine geringe Rolle spielen wird und sich ihre kräftige Ausbildung auch aus diesem Grunde rechtfertigt. Es besteht gewiß ein ursächlicher Zusammenhang zwischen diesem mechanischen Moment und der Tatsache, daß gerade die intersegmentale Muskulatur bei höheren Insekten eine geringe ist: daß bei diesen zwar einerseits die Segmente verwachsen sind und deshalb der muskulösen Verbindung entbehren, anderseits jedoch der Häutungs-vorgang, wenn er auch bei der Entwicklung aus dem Puppenstand nicht fehlt, so doch nicht unter den bei Hemimetabolen erschwerenden Umständen (freier Lebensweise, enges und hartes, altes Chitinskelett, komplizierten Anhängen, engen Intersegmentalfalten) stattfindet, während ja für die Larven der Holometabolen Verhältnisse, wie sie im Abdomen von *Gryllus* vorliegen, in Betracht kommen (19).

α. Die ventrale Längsmuskulatur

tritt überall in Gestalt zweier Paare von Muskelbündeln eines medianen und eines lateralen auf.

Es kommt im »Mikrothorax« zu einer solchen Zerlegung wiederum innerhalb des lateralen Bündels, welches an das Verhalten bei Anneliden, Terebelliden, erinnert, wo eine Zerlegung in ein laterales und medianes Bündel durch Zwischentreten eines Dorsoventralmuskels vorkommt; einer solchen Zerlegung entspricht im allgemeinen der Befund bei *Gryllus* nicht.

Ein gleichmäßiger Muskelbelag des Sternits, wie er im Tergit vorkommt, ist nicht mehr anzutreffen; hingegen finden sich Reste eines im Hinweis auf die Anneliden hypothetischen Zustandes: eine ungehindert durch mehrere Segmente verlaufende Muskulatur, in dem Muskel *III vbm*₁ (34). Derselbe zeigt, daß ein Muskel durch Bildung von Abzweigungen segmentweise absetzen kann, und daß solche

Äste selbständig für sich weitergebildet werden können, wie z. B. *III vlm₂₊₃* (35); dem schließlich der allgemeine Befund einer einfach intersegmentalen Muskulatur entspricht (vgl. auch S. 392).

Jedoch zeigt der *III vlm₂* (35) und der *IIa vlm₃* (15) des Abdomens, daß sich aus mechanischen Gründen auch doppelt intersegmentale, typische Muskeln ausbilden können. Es scheint in dem medianpaarigen, von der Stelle einer unpaaren Apophyse ausgehenden *III vlm₁* (vgl. *I vlm₁*), daher ein primärer Zustand erhalten zu sein, wie bereits begründet wurde. Doppelt intersegmentale Muskulatur findet sich ähnlicher Art in den Beinen und der zweiten Maxille; Zustände, die lebhaft an das soeben besprochene Verhalten erinnern.

Die übrige, in einem gewissen Gegensatz zu *III vlm₁* auftretende Muskulatur zeigt straffen Verlauf und erhöhte funktionelle Bedeutung. Sie erhält die Segmente in einer, mehr oder minder ineinander geschobenen Lage. Im Thorax enthält die medianpaarige, auf die unpaare Apophyse bezugnehmende Muskulatur im allgemeinen ja drei Muskeln, von denen der *vlm₂* als Bewegungsmuskel des Beines mechanisch wenig wertvoll erscheint und wohl eher für die Häutung in Betracht gezogen werden kann.

Die laterale Muskulatur ist, gleicher Weise sehr zweckmäßig für Beweglichkeit wie für Verfestigung der Segmente, im Thorax der Erhebung der paarigen Apophyse gefolgt; sie bildet im Prothorax einen zur unpaaren Mesapophyse ziehenden Teilmuskel aus, während in *I vlm₇* (108) sogar ein segmentaler Anteil der Längsmuskulatur besteht.

In der Halshaut erleidet die Muskulatur vorn große Verschiebungen (6). Eine Berücksichtigung der unpaaren Apophyse des Prothorax findet ihrerseits auffälligerweise nicht statt.

Physiologisch ist es interessant, daß bei erhöhter, intersegmentaler Beweglichkeit auch für den medianpaarigen Längsmuskel eine Apophysenbildung erfolgt, und daß dementsprechend im Prothorax ventral sogar ein Zwischensegment zur Ausbildung gelangt.

β. Die dorsale Längsmuskulatur

zeigt im Abdomen, der gleichförmig ausgebildeten Tergalspange entsprechend, ein sehr einfaches Verhalten, von dem aus es bereits im ersten Abdominalsegment zur Unterscheidung eines medianen und lateralen paarigen Muskels kommt.

Ein Hinweis auf auch dorsal ungehindert die Segmente durchziehende Längsmuskulatur liegt in dem Genitalmuskel und Darmmuskel

(33 und 133). Im übrigen ist sie eine einfach intersegmentale oder im Metathorax eine der Flugbewegung dienende, sekundär mechanisch segmentale.

Der medianpaarige dorsale Längsmuskel zieht von Phragma zu Phragma; je nach Ausbildung der Präsegmentallamellen kommt ein auf diese bezüglicher Teil mehr oder minder zur Sonderung. Im Verein mit der stets intersegmental wirkenden seitlichen Längsmuskulatur ließ sie die Auffassung genügend begründen, daß die Präsegmentallamellen in den Flügel tragenden Segmenten sekundäre Bildungen, d. h. Ablösungen »Schnüurstücke« sind und daher, einer rein morphologischen Begründung entbehrend, in allen übrigen Segmenten fehlen; woraus sich die Einheit eines Thoraxsegmentes ergibt und dessen Gleichwertigkeit mit jedem abdominalen (vgl. S. 414).

Aus dem prothorakalen, lateralen Längsmuskel konnte auf Reduktionserscheinungen im Pronotum geschlossen werden, indem das erste Auftreten dieses Muskels, im Metathorax wie im Abdomen, völlig seitlich ist und mit dem Gegensatz eines Mittelfeldes zu einem Seitenfelde im Tergit zusammenhängt. So ist auch die Ablösung der Präsegmentalspangen eine seitliche, da ja die mediale Intersegmentalverbindung keinen störenden Einfluß auf den Flügel hat.

2. Von den dorsoventralen Muskeln

ließ der intersegmentale Rotator (*ism*) eine der vorigen gleiche Deutung zu: auch er weist auf die Berechtigung hin, bei der morphologischen Beurteilung der Segmente von einem undifferenzierten, einheitlichen Zustande der Chitinteile auszugehen, wie ihn die Abdominalsegmente andeuten. Er ist, ausgenommen im »Mikrothorax«, stets einheitlich; im zweiten Maxillensegment aber ist er in zahlreiche Komponenten zerlegt. Es ist zu konstatieren, daß seine untere Anheftung inmitten des Sternits, vom Abdomen ab nach vorn zu betrachtet, immer mehr medianwärts rückt und schließlich im »Mikrothorax« die die medianen Teile betreffenden Verlagerungen mitmacht; damit verbindet sich zugleich die Vorstellung, daß er inmitten der ventralen Längsmuskeln ansetzt und darin im Thorax, wenigstens jetzt, einen Gegensatz zu den segmentalen Dorsoventralmuskeln bildet; letztere setzen überall im Thorax und Abdomen, außerhalb der ventralen Längsmuskulatur des eignen Segments (vgl. *vlm*₂) an. Der gleiche Unterschied ergibt sich für beide im Tergit, wie sich auch im Abdomen zeigt.

Funktionell nähern alle *dvm* unter Verkleinerung des Segment

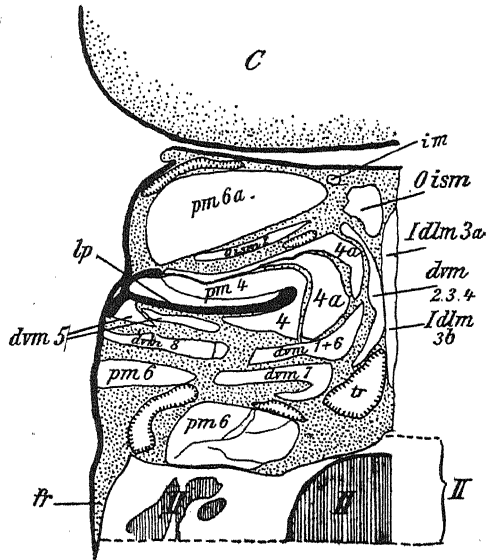
inhalts das Tergit dem Sternit, und zwar im Abdomen als Atemmuskeln, im Thorax als spezielle Bein- und Flügelmuskeln und überhaupt, wie CHABRIER zeigt, allgemein als Zusammenpresser des Segments als eine flugphysiologische Vorbedingung.

Im Abdomen als ein einziger Muskel, ist die Dorsoventralmuskulatur im Thorax so differenziert, daß ein Hauptteil als Elevator auf die Vorwärtsbewegung des Trochanter und der Hüfte, ein zweiter als Depressor auf die Bewegung der Hüfte nach hinten von Einfluß wird; weitere Differenzierungen finden ventralseitig von dem hinteren Muskel der Hinterbeine an den hinteren (*db*) und — vielleicht (siehe bei der Pleuralmuskulatur *pm*_{1, 2, 3}) — vom vorderen Muskel an den seitlichen (*bc*) Hüfttrand statt. Im Prothorax ergibt sich sogar für den hinteren Dorsoventralmuskel *dvm*₂ noch eine Teilnahme an der Trochanterbewegung, worin eine frühzeitige Differenzierung ausgedrückt ist. Die übrigen unteren Sonderungen sind nebensächlich. Für alle ist eine mechanische Begründung möglich.

Tergal erfolgt die weitgehendste Differenzierung im Metanotum, im Zusammenhang mit dem gut ausgebildeten Analfeld des Flügels, wobei die Sonderung zwischen episternaler, auf das Costalfeld des Flügels und auf die Bewegung des Beines nach vorn bezüglich der vorderer und einer epimeralen, auf das Analfeld des Flügels und die Bewegung des Beines nach hinten bezüglich

Textfig. 9—13.

Fünf Frontalschnitte I—V durch die linksseitige Körperhälfte zur Kenntnis der Lagebeziehungen der Thorakalmuskulatur, insbesondere der des Prothorax; die Schnitthöhen sind durch die Schnittlinien in Textfig. 3, I. Teil angedeutet. Bezüglich des Prothorax ist mit Textfig. 5 u. 6 zu vergleichen.

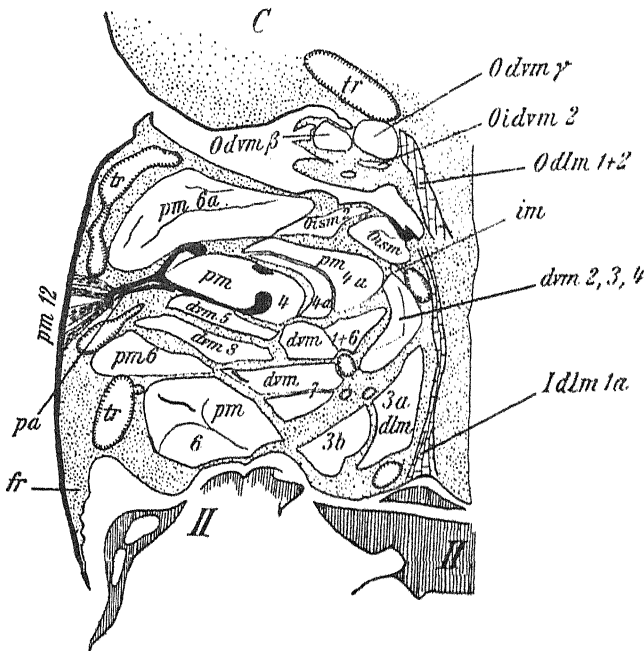


Textfig. 9.

Frontalschnitt I, durch den linken Prothorax dicht unter der Halsschildfläche zur Ansicht der dorsoventralen Muskulatur und Pleurallamelle, deren Ansatzstellen in Textfig. 5 zu vergleichen sind. (Vergl. 19.) *fr*, freier Halsschildrand (seitlicher Hinterrand); *lp*, Pleurallamelle, mit dem Tergit innig verbunden; *tr*, Tracheen; *Idm*, dorsale Längsmuskeln; *dvm*, Dorsoventralmuskeln; *pm*, Pleuralmuskeln; *ism*, *idvm*, intersegmentale Dorsoventralmuskeln; *II*, Teile des Mesothorax, welche vom freien Halsschildhinterrand *fr* überdeckt werden.

hinteren Dorsoventralmuskulatur durch Zwischentreten der Apophyse und des Apodems (vgl. Textfig. 13) scharf eingehalten ist; es fällt dabei auf, daß mit Ausnahme des *Idm*₇ (78) die gesamte dorsoventrale Flügelmuskulatur auch als Beinmuskulatur aufgefaßt werden kann.

Die Dorsoventralmuskulatur des zweiten Maxillensegments ist in Ermangelung entsprechender mechanischer Aufgaben nicht vorhanden.



Textfig. 10.

Frontalschnitt II, durch den linken Prothorax in der oberen Körperhälfte, etwas unterhalb vom vorigen, vgl. Textfig. 6. (Vergr. 21.) *pa*, Gabelast der paarigen Proapophyse, deren Anlehnungsstelle an die Pleurallamelle *lp* bereits getroffen ist (vgl. *Idm* [132], S. 431); *C*, Kopf; *a*, Halshautmuskeln.

Die in den Muskeln enthaltenen Chitinschnitten sind durch dicke schwarze Linien angedeutet.

(Vgl. Textfig. 9.)

Für den intersegmentalen Dorsoventralmuskel *ism* ergibt sich noch folgende Überlegung: Durch die Existenz dieses, vom ersten Abdominalsegmente auf das zweite bezüglichen, Rotator *Idism*, nähern sich diese Segmente einem dem thorakalen charakteristischen Verhalten; da jedoch seine Bedeutung nur dadurch zu begründen ist, daß das erste Abdominalsegment, sekundär verwachsen, zum Thorax nicht rotatorisch bewegt werden kann, so ist in dieser, dem abdominalen Segment sonst fremden Neubildung ein Hinweis auf die Anpassungsfähigkeit des Organismus gegeben, die z. B. unsrer Deutung der morphologisch unverständlichen, dorsalen, scheinbar »mikrothorakalen«

Längsmuskulatur (*odlm*) eine große Wahrscheinlichkeit verleiht. Hinsichtlich seines sonstigen Verhaltens (untere Anheftung) steht *Taism* den segmentalen Dorsoventralmuskeln nahe, woraus seine sekundäre Natur um so mehr ersichtlich wird.

Für Anneliden ist, gleich dem im Abdomen von *Gryllus* typischen Verhalten, solche Rotatorenmuskulatur unbekannt; in der segmentalen Muskulatur ergeben sich für die inmitten der ventralen Längsmuskulatur ansetzenden Dorsoventralmuskeln der Anneliden andre Dinge, als für die völlig lateralen *drm* bei *Gryllus*, Verhältnisse, die an dieser Stelle nicht näher berücksichtigt werden können, vielleicht überhaupt nicht zu Vergleichen berechtigen.

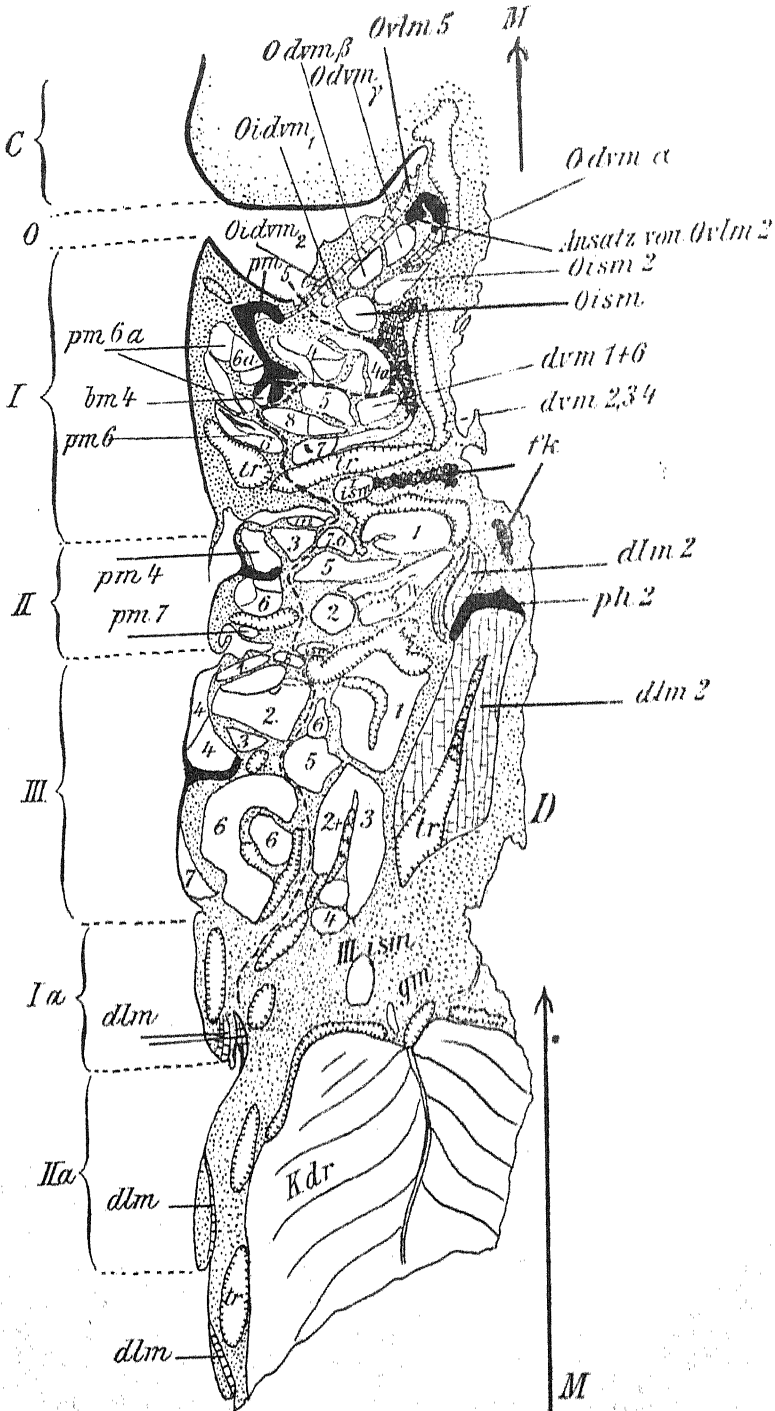
3. Die pleurale Muskulatur

steht im Abdomen, als eine am Rande der Rücken- und Bauchplatte lateral von der Längsmuskulatur ansetzende, den darin sich gleich verhaltenden Dorsoventralmuskeln nahe, wie bereits oben erwähnt wurde, und worin sich ein Gegensatz zu den Dorsoventralmuskeln der Anneliden ergab. Wenn schließlich auch mit Ausnahme der intersegmentalen, die Dorsoventralmuskulatur, besonders die der Insekten, im letzten Grunde von einer Ringmuskulatur ableitbar ist, so gilt dies in höherem Maße für die Seitenmuskulatur in vorliegendem Falle.

Es verhält sich der Thorax dem Abdomen darin gleich, daß er eine Unterscheidung von tergalpleuraler und sternalpleuraler Flankenmuskulatur zuläßt, mit dem Unterschiede, daß das im Abdomen bewegte Ende nun in der starren Flanke des Thorax einen Stützpunkt findet und das andre Ende beweglich ist.

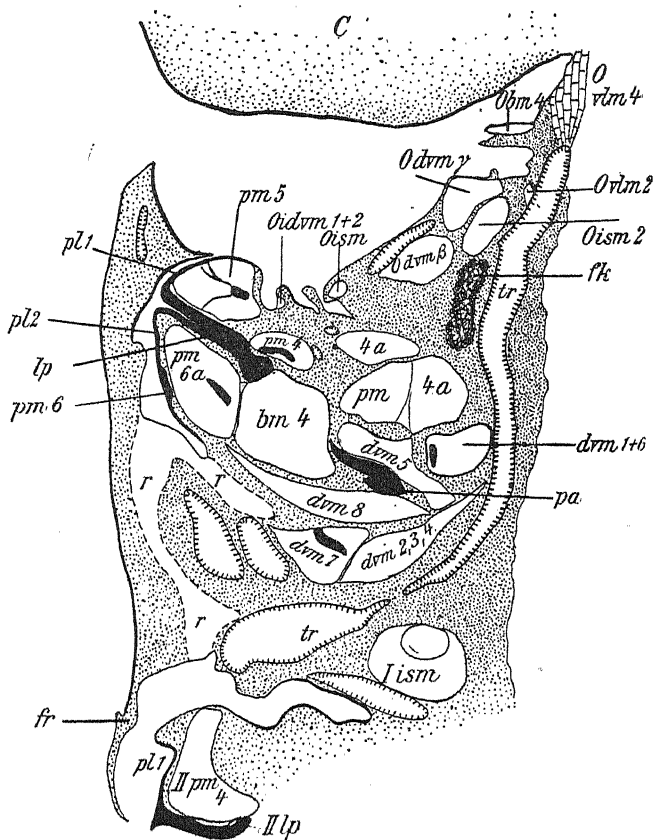
Die Seitenmuskulatur fehlt, wenn die Flankenhaut, wie im ersten Abdominalsegment und im »Mikrothorax«, rückgebildet ist; für den Prothorax sind jedoch, trotz rückgebildeter Pleura, dennoch die im Meso- und Metathorax gültigen Dinge vorauszusetzen (vgl. auch S. 396).

Auf die primäre Unterscheidung von tergalpleuraler, im Thorax in den Dienst der Flügelbewegung getretener, und sternalpleuraler im Thorax für die Seitenbewegung des Beines in Betracht kommender Seitenmuskulatur, erfolgt die sekundäre Scheidung in episternale und epimerale Seitenmuskulatur; von dieser behält erstere, zunächst abgesehen von den drei ersten $pm_{1,2,3}$, den ausschließlichen Wert der nach vorn-seitlich wirkenden Beinmuskulatur, welche im Prothorax im episternalen und sogar im epimeralen Bezirk an der Trochanterbewegung [pm_{4a} (119) und



Textfig. 11. Erklärung derselben nebenstehend (S. 465).

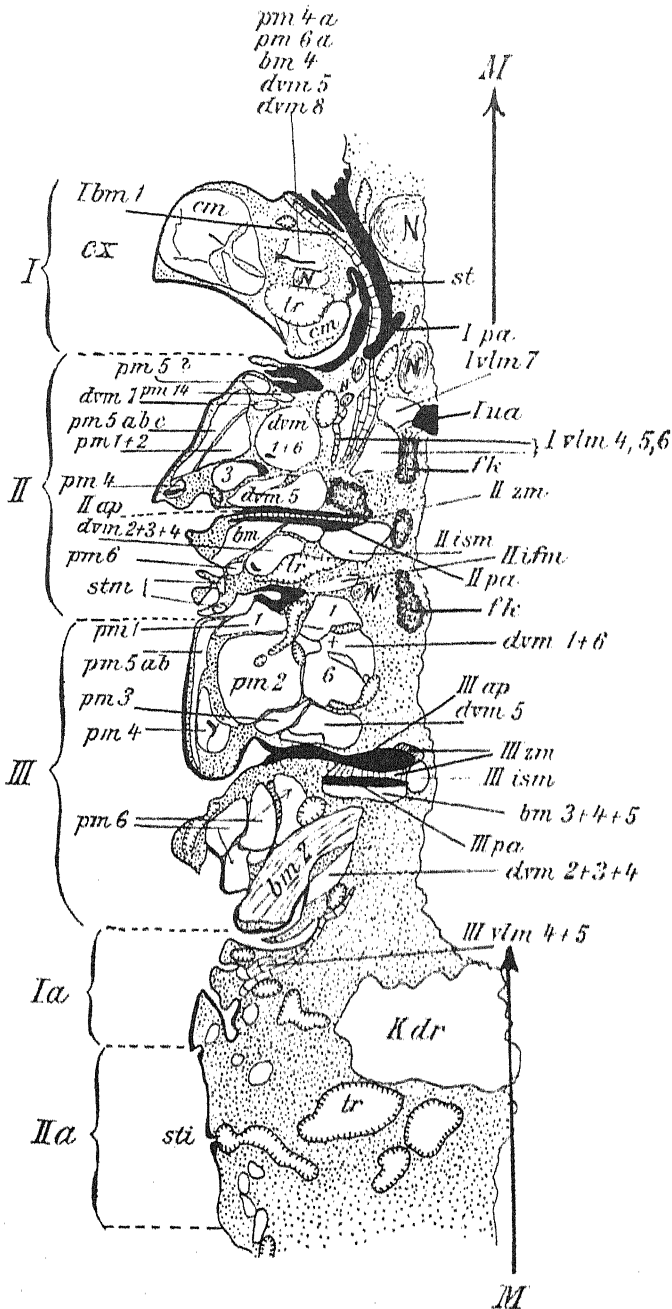
pm_{6a} (122)] teilnimmt; in der letzteren, durch sternale Muskulatur ersetzt, kann besonders *pm₆* (53) im Methatorax als nach hinten-seitlich wirkender Beinmuskel mechanisch zurücktreten und



Textfig. 12.

Fig. 11. (Vergr. 15 $\frac{1}{2}$) Frontalschnitt III, durch die linke Seite des Thorax und des vorderen Abdomens, vgl. Textfig. 6, etwa in der mittleren Horizontale des Prothorax I. Die oberen Ansätze der dorsoventralen *dem* und pleuralen *pm* Muskulatur im Mesothorax II und Metathorax III sind noch nicht zueinander verschoben und zeigen demnach noch dem Ansatz am Tergit ähnliche Lagebeziehung zueinander. *gm*, Genitalmuskel, Keimdrüsenmuskel; *rlm*, ventrale Längsmuskulatur; sonst vgl. Textfigur 9 und 10; ---, die Strichlinie trennt die Pleuralmuskulatur *pm* (links) auswärts von der (rechts) einwärts gelegenen Dorsoventralmuskulatur *dem*, so daß in dem Muskelquerschnitte nur noch die Bezeichnung durch die Ziffer nötig ist; *M*, Medianebene des Körpers, durch den Darm längs verlaufend; *fk*, Fettkörpermassen des dem Darm benachbarten inneren Fettkörperstranges (Kolke); *Kdr*, Keimdrüse; *D*, Darmraum. (Irrtum: Statt *obtus* ist *obtus*a zu setzen.)

Fig. 12. Frontalschnitt IV, durch den linken Prothorax und »Mikrothorax« über dem unteren Ende der Pleurallamelle *lp*. (Vergr. 30½.) Vorn ist die Ablösung des Halschalseitenlappens bereits vollzogen und die vor der Pleurallamelle befindliche »episternale« Strecke *ph* freigelegt; hinten ist die unmittelbar unter dieser Schnittfläche eintretende Ablösung durch Strichlinien) angedeutet, kann *r. pm*, Propodophygeum sonst vgl. Textfig. 6, 9—11. Die in einem Teil der Muskeln enthaltenen Sehnen sind, wie alle festen Skelletteile, schwarz angedeutet. *pmc* 6, Ansatzstelle.



Textfig. 13.

Frontalschnitt V, durch den linksseitigen Thorax und das vordere Abdomen. (Vergrößerung 17.) Schnitt dicht über der prosternalen Fläche *Ist*; die seitlich hoch hinaufreichende Vorderhälfte *cx* (Textfig. 3, 1. Teil) ist bereits völlig getroffen, ihr Zusammenhang mit dem Innenrande

hauptsächlich dem Flügel dienen, was die episternale, abgesehen von obigen Ausnahmen, nicht tut. Im Vergleich mit dem Abdomen zeigt sich, daß die hinter dem Stigmenmuskel befindliche sternalpleurale Muskulatur im Thorax fehlt, abgesehen von einem mesosternalen, *II ifm* (101); der segmentale Stigmenmuskel zeigt daher auch die Zugehörigkeit des Stigma zum betreffenden Segment an.

Die Pleuralmuskulatur — immer abgesehen von *pm*_{1,2,3} — ergänzt demnach die dorsoventrale im Seitenbezirk der Hüfte, hinter bzw. vor der Apophyse. Durch den Mangel — abgesehen vom Prothorax — der Beteiligung an der Trochanterbewegung zeigt sie im Meso- und Metathorax eine sekundäre Bedeutung.

Betrachtet man nun wieder die bisher ausgeschiedene pleurale Muskelgruppe *II* und *III pm*₁, *pm*₂, *pm*₃, so ergibt sich die neue Anschauung, es könnten in der episternalen Seitenmuskulatur zwei verschiedene Elemente enthalten sein. Für die genannte Gruppe ist folgendes auffällig: 1) die hoch, im Flügelgelenkbezirk gelegene obere Anheftung, 2) die Tatsache, daß nicht etwa *pm*₄ (118) einen Teilmuskel zum Flügel entwickelte, sondern daß diese Muskeln des Flügelgelenks unten in einem vorderen, seitlichen Hüftbezirk, in Nachbarschaft also der Dorsoventralmuskulatur, sich mit dem echten sternalpleuralen *II*, *III pm*₅, einem zudem nicht an der Trochanterbewegung beteiligten Beinmuskel treffen, somit in wenig wahrscheinlicher Weise von diesem abgeleitet werden müßten.

Faßt man aber diese Stelle am vorderen Hüfttrande als Berührungszone episternaler, sternalpleuraler Flankenmuskeln *pm*₅ mit *pm*₁, *pm*₂, *pm*₃ als echten Dorsoventralmuskeln auf, so bleibt in gewissem Sinne symmetrisch zu dem im Vorderwinkel ansetzenden vorderen Dorsoventralmuskel *dm*₁ am Coxalgelenk der Flankenmuskel *pm*₄. Es ist nicht ersichtlich, wie die sternalpleurale Muskulatur dazu kommen kann, sich primär an der Bewegung des Flügels zu beteiligen, aus welcher allein die sekundäre Verlagerung nach oben zu erklären wäre; hier oben tritt, wie beschrieben, ja tergalpleurale Muskulatur auf, welche wohl in jeder Weise, je nach

Fortsetzung der Erklärung von Textfig. 13.

wo der *Ibm*₁ Muskel verläuft, ist noch erhalten. *I*, Pro-, *II*, Meso-, *III*, Metathorax. *IIpa*, Mesapophysengabel und Mesapodem *IIap*; *IIIap*, Metapodem und Metapophyse *IIIpa* mit dem *zm*-Muskel; *Iaa*, unpaare, *Ipa*, paarige (Ansatzstelle) Proapophyse; *cm*, Muskeln innerhalb der Coxa; *N*, Nerven und Ganglien; *fk*, dichter Fettkörper; *tr*, Tracheen; *M*, Medianebene des Tieres; *st*, Teile des seitlichen Sternits. Sonst vgl. Abkürzungen in Fig. 9–12. Die abdominale Flankenmuskulatur in *Ia* und *IIa*, deren zahlreiche Querschnitte getroffen sind, wurde nicht eingehend identifiziert, man vergleiche mit

Textfig. 1.

Funktionen genügend differenzierbar sein dürfte. Auch der Vergleich der vom Meta- bis zum Prothorax je um so höher ansetzenden pm_4 , je mehr und erst »nachdem« schon die Flügel einer Reduktion anheimgefallen, spricht für unsre Auffassung (19).

In Erkenntnis dieses Gegensatzes liegt es daher nahe, die genannten Pleuralmuskeln pm_1 , pm_2 , pm_3 nicht als sternalpleurale Flankenmuskeln, sondern als Dorsoventralmuskeln aufzufassen; und es ergibt sich folgender Wahrscheinlichkeitsbeweis:

ad 1) (S. 467) Ihr hoher, oberer Ansatz am äußersten und zum Teil vordersten Episternalrande, zum Teil vor dem Costalgelenk, in der nach vorn, vor diesem einwärts umgebogenen Randpartie weist auf die unmittelbar benachbarten Dorsoventralmuskeln hin, die gleichfalls einem vor dem Gelenk befindlichen, präscutalen Teil angehören. Hierbei ist in dem Verhalten des echten Dorsoventralmuskels $II dm_7$ (78) und dem $II pm_{14}$ (91) sogar ein direkter Beweis (vgl. S. 416) zu erblicken: beide sind für den Mesothorax neu und begründet durch das Vorhandensein [vgl. auch noch $pm_{5,6}$ (83)] des Coxosternum; ihr gemeinsamer ventraler Ansatz und die völlig gleiche histologische Beschaffenheit weisen auf gemeinsamen Ursprung hin, der durch die geringe Divergenz nach oben nicht unwahrscheinlicher wird. --- Ist dies letztere zuzugeben, so ist es nur ein kleiner Schritt, dies dann auch auf die übrigen Pleuralmuskeln und Dorsoventralmuskeln anzuwenden, deren Differenzierungsgebiet beiderseits ein entwicklungsgeschichtlich schon frühes unten ist, infolge großen Funktionswertes ein ausdrücklich getrenntes oben wird; letzterer ist im oberen Ansatz der genannten mesothorakalen Muskeln pm_{14} u. pm_7 ein geringer, welche eben dadurch für die andern den besagten Entwicklungsgang verraten.

Auch könnte der $III pm_8$ (55) in ähnlichem Sinne verwertet werden.

ad 2) (S. 467) Wären aus den sternalpleuralen Beinmuskeln Flügelmuskeln hervorgegangen, so muß, wenn die für die Dorsoventralmuskeln gültige Differenzierungsweise beachtet wird: nämlich die Gemeinsamkeit der unteren Sehne bei Bildung solcher und ähnlicher Teilmuskeln, es auffallen, daß nicht etwa der zunächst dazu geeignete pm_4 , sondern alsdann der möglichst primitiv, d. h. ähnlich der abdominalen Flankenmuskulatur sich verhaltende, bei tiefer oberer Anheftung niedrige pm_5 (83), eine solche Differenzierungsweise zeigt; das Zusammentreffen des pm_2 (80, 49), als Dorsoventralmuskel, mit pm_5 , als sternalem Flankenmuskel, bietet jedoch bei Hinweis auf abdominale Differenzierungsart keine Schwierigkeiten,

wenn dort z. B. der dvm_1 , oder die pm_1 u. ipm_5 , und der pm_2 betrachtet werden.

Zudem müßte sonst der auch noch in pm_1 liegende Hinweis auf eine überreiche Muskelversorgung der Beine von seiten gerade der Pleuralmuskulatur auffallen, was nicht der Fall ist, wenn man hier, wie man es an andern Stellen des Coxalrandes häufig sehen kann, Muskeln **verschiedener** Kategorien sich an gleicher Stelle zu ähnlicher Funktion vereinigen sieht. Es ist vielmehr ganz natürlich, daß, gleichwie pm_4 durch pm_5 , auch die auf die Bewegung der Beine nach vorn gerichtete Muskulatur dvm_1 vorn auf den Seitenrand entsprechend übergriff, was in dem (vgl. z. B. $I\,dvm_7$ [116] und $III\,dvm_{2,3}$ [43]) pm_1 und pm_2 stattfand; alsdann würde die S. 396 festgestellte reichliche Versorgung der Präcoxalplatte — nicht mehr aus einer Kategorie hergeleitet — ihr Auffälliges verlieren. Andererseits weisen pm_5 und pm_2 auf ein primäres (bereits, vgl. Abdomen, begründetes) Stadium der Gemeinsamkeit in der Charakterisierung von pleuraler und dorsoventraler Muskulatur überhaupt hin.

Wenn demnach unsre Annahme statthaft ist, so ergibt sich die Anschauung, daß sich der vordere Dorsoventralmuskel, zunächst bezüglich der Beine, in einen coxalen und in einen Trochanterkomponenten zerlegt habe; sodann ersterer in einen scutalen dvm_1 , präscutalen dvm_6 und episternalpleuralen $pm_{1,2}$, letzterer in einen ebensolchen pm_3 und einen präscutalen Anteil dvm_5 sich zerlegte (vgl. bes. Metathorax). Besonders interessiert dies für den doppelten Fall, daß der wirksamste Flügelmuskel (pm_3 bzw. dvm_5) zugleich Trochanteremuskel ist, und daß bei beiden auch die mechanische Wirkung am oberen Ende die gleiche ist, die eines Protractor alae; allgemein also eine Differenzierung, die, gemeinsam auf den kleinen vorderen Costalgelenkbezirk bezüglich und einer einheitlichen Muskelgruppe entstammend, wohl verständlich wäre. Es bleiben also noch zwei echte sternalpleurale, episternale Beinmuskeln pm_4 und pm_5 übrig.

Ob der ähnliche Vorgang einer erst sekundären pleuralen Verschiebung für den hoch ansetzenden, epimeralen pm_6 (53, 84) annehmbar ist, ist bei der scharfen Trennung der betreffenden dorsoventralen und pleuralen Bezirke zunächst nicht zu erwägen; wenn er stattfand, so würde er ja auch in entwicklungsgeschichtlich frühzeitige Stadien zurückverlegt werden müssen, so daß er durch eine vergleichende Betrachtung am fertigen Tiere nicht mehr sicher nachzuweisen wäre. Wir kommen (S. 490) auf diese Frage zurück.

Illustriert wird unsre Anschauung durch die Erscheinungen im

Prothorax. Es folgt nämlich bei rückgebildeter oder überhaupt nicht gebildeter Flugbarkeit des Segments alsdann eine Einheitlichkeit der Muskulatur des Flügels; so wäre in dem Trochanterenmuskel *Idm₃* (115) auch der bisherige (vgl. *III* u. *IIpm₄*), auf den Flügel bezügliche, sekundäre Pleuralanteil als enthalten, d. h. als nicht zur Differenzierung gelangt, anzunehmen. Weist alsdann bereits der gemeinsame Ursprung des episternalen *pm₄* und *pm_{4a}* (118, 119) auf eine Neubildung des *pm_{4a}* (119) als Flankenmuskel hin, so wird dies bestätigt, wie bereits ausgeführt wurde (Prothorax vgl. S. 436), durch die neugebildeten Trochanterenmuskeln des epimeralen Bezirks *Ipm_{6a}*, vgl. *Idm₈*, d. h. im Prothorax lag (im Gegensatz zum Mesos- und Metathorax, wo sternalpleurale Muskeln überhaupt nicht an der Trochanterbewegung teilnehmen), bei verstärkter funktioneller Bedeutung der Vorderbeine, wie für die Dorsoventralmuskulatur so auch für die primär noch indifferent anzunehmende sternalpleurale Flankenmuskulatur, die Möglichkeit vor, an der Trochanterenbedienung sich zu beteiligen, worin eine gewisse Gesetzmäßigkeit für die Entwicklungsweise der Muskulatur erkannt werden dürfte.

Der verschobene untere Ansatz des *Idm₁* (113), eines mit Sicherheit als dorsoventral annehmbaren Muskels, zeigt einen Hinweis auf jene verschobene scheinbare, in *III* u. *IIpm₁* (48, 79) dargestellte Pleuralmuskulatur. Da im Prothorax einseitig vorschreitende Reduktionsercheinungen, wie bereits gezeigt wurde, anzunehmen sind und an dem allgemeinen Unterschiede sternalpleural und tergalpleural auch hier festgehalten werden muß, so ist die Gemeinsamkeit der Lage für die echten Seiten- und der Dorsoventralmuskeln auch kein Ausdruck primären Verhaltens, sondern, wie erwähnt, großer sekundärer Verschiebungen, welche die sternalpleurale Muskulatur in den oberen Ursprungspunkten erlitten hat, und die für die Morphologie des Prothorax wichtig werden (vgl. beim Prothorax S. 435). Weiteres vgl. bei der morphologischen Betrachtung des Flügels. Um es noch einmal kurz zu wiederholen:

Unter Zugrundelegung eines für die drei Thorakalsegmente gleicherweise gültigen Unterschieds zwischen tergalpleuraler und sternalpleuraler, ähnlich der abdominalen von dorsoventraler Muskulatur ableitbarer Seitenmuskulatur, ergibt sich für die flügeltragenden Segmente eine pleurale Verschiebung dorsoventraler, für den Prothorax eine Verlagerung episternaler, sternalpleuraler Muskeln zu scheinbarem

dorsoventralen Verhalten. Im flügellosen Prothorax fehlt somit die auf den Flügel bezügliche, sekundär pleural verlagerte Dorsoventralmuskulatur, sowie die tergalpleurale, soweit sie nicht oben der Befestigung des Pleurallamellenendes an das Tergit dient; es bleibt allein die sternalpleurale, wie sie auch sonst im Meso- und Metathorax ausgebildet ist, zur Bewegung der Beine im episternalen Bezirk.

Es wird nunmehr auch für *I*, *II*, *III* pm_6 und *I* pm_{6a} die soeben bereits angedeutete (vgl. S. 437, 469) Frage ernstlich aufgeworfen werden müssen, ob sie überhaupt nicht als hochansetzende sternalpleurale, epimerale Flankenmuskeln, sondern vielmehr als, mit dem Auftreten des Flügels ähnlich den $pm_{1,2,3}$ oben pleuralwärts verschobene, echte Dorsoventralmuskeln anzusehen seien.

Die sternale Muskulatur

ist — ähnlich der Pleuralmuskulatur — mit Leichtigkeit auf eine äußere Ringmuskelschicht zurückzuführen. Die *rm* des Abdomens verlaufen jedoch davon abweichend als innerste Muskellage einwärts vom Bauchmark; daß in dem Intersegmentalfaltenmuskel des Mesothorax *IIifm* (101) ein solches Verhalten noch für den Thorax bewahrt geblieben ist, scheint nicht ausgeschlossen.

Anm.: STEEN gibt (1883, Taf. XIII, Fig. 22) ähnlich für *Terebellides* (Anneliden) an, daß die Ringmuskulatur im Thorax unter dem Bauchmark, d. h. auswärts, im Abdomen jedoch über dem Bauchmark, centralwärts verläuft. Es sei der Hinweis auf diese eigentümliche Analogie gestattet, ohne daß damit eine morphologische Bezugnahme auf dieses, auch nicht mehr primäre Verhältnisse vorführende Annelid gemeint ist.

Die übrige im Thorax auftretende äußere Sternalmuskulatur ist hauptsächlich Beinmuskulatur und gibt stets einen Trochantermuskel und viele Coxalmuskeln ab. Die Hüftmuskulatur setzt am hinteren Seitenrande, dem Hinterrande und Innenrande der Hüfte an und trifft hinten mit der Dorsoventralmuskulatur, seitlich mit pleuraler Muskulatur in ähnlichem unteren Ansatz zusammen; dabei scheint sie die epimerale Flügelmuskulatur pm_6 bezüglich der Bewegung des Beines im Meso- und Metathorax zu ersetzen. Sie charakterisiert die Beine als rein sternale Bildungen (vgl. Metathorax: sternale Muskulatur, S. 397).

Ihre Spezialisierung ist gemäß dem Ausdruck der mit ihr verbundenen mechanischen Aufgaben eine verschiedene: In allen drei Extremitätenpaaren ist ein vorderer und ein hinterer Hüftmuskel, bm_1 und bm_2 , vorhanden; ersterer, ein Elevator (Extensor) coxae, ist im

Prothorax schwach, letzterer, ein Depressor (Flexor), überall ziemlich gleichmäßig ausgebildet. Die Mittelbeine, als die mehr seitlich gestellten Extremitäten, haben die reichste sternale Muskulatur aufzuweisen, was sich in der Differenzierung des auf den Trochantermuskel bezüglichen Komplexes bm_3 , bm_5 , bm_6 (95, 97, 98) zeigt und in der noch besonderen Differenzierungsweise des bm_1 (93) zu sehen ist.

Im Prothorax besitzt diese Muskelgruppe außer dem Trochantermuskel bm_4 (130) nur noch einen schwachen Vertreter in Ibm_3 (129). Die sternale Muskulatur hat hier, zugunsten der Dorsoventralmuskulatur, welche ja nunmehr keine Bedienung eines Flügels mehr zu besorgen, also allein den sternalen Wirkungsbezirk hat, keine erhebliche Bedeutung für die Beinbewegung. Diese Beobachtung ist wertvoll im Vergleich mit andern Insektenformen und für die vielleicht primäre Bedeutung der Dorsoventralmuskulatur für die Bewegung des Beines ganz allgemein; wir werden auf diese, mit der Bedeutung der Flügelmuskulatur der »höheren« Insektenformen verknüpfte Frage an andrer Stelle zurückkommen (vgl. III. Teil, II, 2). — Der zweite Beinmuskel Ibm_2 (128) des Prothorax gibt der hier ausgebildeten unpaaren Zwischenapophyse entsprechend einen Muskel Ibm_7 (131) mit.

Für die Ausbildung der Gabelapophyse im Dienste einer vervollkommenen und sicher gestützten Beinbewegung erscheint der meist sehr distale Trochanteremuskel bm_4 und der im Prothorax hypothetische Gabelseitenmuskel sm von primärer Bedeutung. Letzterem entspricht die Zerlegung der Dorsoventral- und Pleuralmuskulatur in eine vordere, episternale und eine hintere, epimerale Gruppe.

Die Veränderungen der Maxillenmuskulatur betreffen (vgl. »Mikrothorax«, S. 450) nur den allein »übrig gebliebenen« Trochanteremuskel Obm_4 (149 u. 150). Die Verästelungsweise des Muskels erinnert an jene bei dem Komplex des ersten ventralen Längsmuskels im Metathorax, $III vbm_1$ (34), ähnlichen Vorgänge.

Hiermit ist die vergleichend-anatomische Betrachtung der thorakalen Muskulatur beendet, und es bleibt nunmehr übrig, die gemachten Erfahrungen zu verwerten für weitergehende Fragen in morphologischer, physiologisch-mechanischer und histologischer Beziehung.

b. Über die Mechanik der Beine (vgl. III. Teil, Abschn. I, c) (1).

Über die Mechanik der Beine ist außer obigen Betrachtungen (vgl. sternale Muskulatur, S. 360, 471) noch folgendes zu sagen:

Den Einzelheiten der Funktionen wurde nicht nachgegangen. Im allgemeinen ergibt sich ein von Luks' Darstellungs- und Bezeichnungsweise etwas abweichendes Bild: Der Begriff extensores = elevatores und flexores = depressores darf nicht verschieden definiert sein, sei es, daß die Beine nach vorn, sei es, daß sie nach hinten gerichtet sind. Es ergibt sich eine gleiche Bezeichnung in allen Segmenten. Flexoren und Extensoren in dem von Luks angegebenen Gegensatz gibt es nicht; beide Funktionen sind mit allen drei Muskelkategorien verknüpft, weshalb sich die Vermeidung der funktionellen Bezeichnungsart gerade hier notwendig erwies.

Es mögen daher die Muskeln, wie sich ihre Funktionen zum Teil nach eignen Versuchen, zum Teil durch Vergleich mit den Resultaten anderer Autoren ergaben, zusammengestellt sein, wobei die an erster Stelle befindliche Ziffer Beinmuskeln zählt, welche getrennt an der Coxa ansetzen oder — wenn vereinigt — wenigstens verschiedenen Kategorien angehören, die eingeklammerte Ziffer an zweiter Stelle aber noch dazu jene dorsoventralen Muskeln mitrechnet, welche, nur zur Bewegung der Flügel differenziert, für die Beinmechanik nicht besonders in Betracht kommen:

Zwei (bzw. drei) (Extensoren) Elevatoren des Trochanter: bm_4 und dvm_5 in erster Linie; sodann pm_3 in den flügeltragenden Segmenten. Im Prothorax kommen pm_{4a} und pm_{6a} hinzu, sowie dvm_8 ; macht also fünf. Im zweiten Maxillensegment nur einer: bm_4 .

Allgemein sieben (bzw. acht) Elevatoren der Hüfte: dvm_1 , (dvm_6), pm_1 , pm_2 , pm_4 , pm_5 , bm_1 , bm_6 ; das sind:

im Prothorax: 4, (es fehlt [dvm_6] $pm_{1,2}$, bm_6);

im Mesothorax: 7 (bzw. 8);

im Metathorax: 6 (bzw. 7), (es fehlt bm_6).

Allgemein acht (bzw. neun) Depressoren der Hüfte: $dvm_{2,3,(4)}$, $Idvm_7$, pm_6 , bm_2 , bm_3 , bm_5 , bm_7 , wovon:

im Prothorax: 6, (es fehlt $dvm_{3,(4)}$, bm_5);

im Mesothorax: 6, (es fehlt $dvm_{3,(4)}$, $Idvm_7$);

im Metathorax: 6 (bzw. 7), (es fehlt $Idvm_7$, bm_7).

Außerdem ist vlm_2 ein Beinmuskel von zweifelhafter Funktion.

Die Gesamtzahl der Beinmuskeln beträgt:

im Prothorax: 16,

im Mesothorax: 16 (18),

im Metathorax: 15 (18).

Davon sind, von vlm_2 abgesehen: Im Prothorax: 9, mit

Vernachlässigung des vorderen Hüftendes besonders auf den Trochanter bezogene Elevatoren, 6 kräftige Depressoren.

Im Mesothorax: 9 (11) Elevatoren: Bevorzugung des Vorderandes und des Innenrandes der Coxa. 6 Depressoren.

Im Metathorax: 8 (10) Elevatoren, 6 (7) Depressoren; Bevorzugung des Hinterrandes der Hüfte.

Es ergeben sich hiernach für einige Muskeln andre mechanische Bezeichnungen, als die von LUKS angegebenen; es herrscht kein Gegensatz der Muskelkategorien bei der Verteilung der Beuger und Strecker des Pro- und Mesothorax. Im übrigen behandeln DAHL und GRABER die Mechanik des Insektenbeines.

c. Morphologie der Beine.

Der Ursprung der Beine aus rein ventralem Bezirk wurde bereits festgestellt (vgl. S. 471). Die Betonung dieser eigentlich selbstverständlichen Tatsache scheint hinsichtlich der Tracheenkiemen, sowie hinsichtlich der von entomologischer Seite mitgeteilten Angabe (RICHARDSON, 1889) des Ersatzes eines Beines durch einen Flügel (bei Schmetterlingen) nicht überflüssig.

Bei Übersicht der reichlichen Beinmuskulatur dürfte wohl der Versuch einer morphologischen Betrachtung dazu berechtigen, das nebeneinander bestehende Vielerlei in nacheinander folgende Etappen aufzulösen. Es ergeben sich dann folgende Gesichtspunkte der Differenzierung:

1. Stufe: Die Trochantermuskulatur wird von der dorsoventralen Muskulatur und der sternalen geliefert. Bewegung der Extremität etwa in einem von vorn außen nach einwärts beschriebenen, kurzen Bogen.

2. Stufe: Die Hüfte (Coxa) veranlaßt die Sonderung in einen hinteren und vorderen Dorsoventralmuskel, von welchen beiden im Prothorax noch ein Trochanteranteil mitging. Verstärkte Bewegung der Extremität im Sinne der Stufe 1, zugleich in der Richtung von vorn nach hinten vervollkommenet. Beteiligung der ventralen Längsmuskulatur: vm_2 .

3. Stufe: Seitliche Ergänzung und Modifikation der Bewegungen, lateral durch die Flankenmuskeln und medial durch die Sternalmuskeln bm_1 und bm_2 . Im Prothorax entspricht wiederum die Möglichkeit einer Beteiligung der Pleuralmuskulatur an der Trochanterbewegung jener der beiden Dorsoventralmuskeln, also der verstärkten, vielleicht sekundär bedingten Funktion der Vorderbeine. Zugleich Trennung des episternalen und des epimeralen Bereichs durch zm .

4. Stufe: Mannigfaltige spezielle Vervollkommnung betrifft die sternale Muskulatur bm_4 , den hinteren Dorsoventralmuskel der Hinterbeine $III\ dvm_2$ (43), die Präcoxalplatte, den Trochantin (cp), durch Spezialisierung der episternalen Pleuralmuskeln und pleural verlagerten Dorsoventralmuskeln.

Will man hierin etwa den Ausdruck einer phylogenetischen Entwicklung des Beines bezüglich der thorakalen Muskulatur erblicken, so könnte man von der Vorstellung ventraler, starrer, beweglich gewordener Haken und Borsten ausgehen, wie sie z. B. das Genus *Nemobius* in seinen beweglichen Schienbeindornen im Gegensatz zu andern Grillen besitzt. Wollte man etwa die Beine der Insekten mit den Parapodien der Anneliden vergleichen, so ergibt sich in der seitwärts von der Dorsoventralmuskulatur entfernten und zu ihr beziehungslosen Lage der letzteren ein beträchtlicher Unterschied (8).

d. Die Morphologie der Flügel

vermag auf Grund der Befunde bei *Gryllus* eine Ergänzung zu erfahren (vgl. I. Teil, S. 282).

Die Einteilung in indirekt und direkt wirkende Flugmuskeln sei bei der Mechanik gemacht (vgl. III. Teil, Abschnitt I, a, Abs. 1).

Die ontogenetische Entwicklung (nachembryonale Metamorphose) schon allein veranlaßt, die bereits beschriebene dorsoventrale als Beinmuskulatur in ihren einzelnen Teilen als differenziert gegeben vorzusetzen, denn, daß z. B. die im Bereich des Trochantin (cp) ansetzenden Muskeln nur nach Maßgabe oberer Trennung erst sekundär unter dem Einfluß der letzteren auch zur unteren Sonderung gelangt sind, ist unwahrscheinlich. Es ist zunächst auffällig, daß in der Flügelmuskulatur die dorsoventralen Beinmuskeln eine primäre Bedeutung haben (vgl. hierzu die Stufen bei der Mechanik der Flügel, III. Teil, Abschnitt I, a, Abs. 2): Es ist die hintere Dorsoventralmuskulatur, welche zunächst:

2. Stufe (vgl. Abs. 2, A, b), für die Bewegung der Flügelduplikatur in Betracht kommt; aus ihr gehen die beiden hauptsächlichen Flügelheber $dvm_{3,4}$ hervor, zu welchen,

3. Stufe (vgl. Abs. 2, A, c), die Teilmuskeln dvm_3 der vorderen Dorsoventralmuskulatur, also präscutale Muskeln und die pleural verlagerte Episternalplatten (ep)-Muskulatur, d. i. ehemalige Dorsoventralmuskulatur, hinzutreten und eine sekundäre, die Flügelentfaltung vervollkommnende Bedeutung haben. Letzteres gilt zugleich für die episternale, tergalpleurale Flankenmuskulatur, während, mit

Übergehung der die hypothetisch gedeuteten Muskeln enthaltenden Stufe 4,

5. Stufe (vgl. Abs. 2, A, c), die epimerale tergalpleurale Muskulatur der Pleura zum Teil später zu betrachtenden Spezialfunktionen des Flügels dient, also von sekundärer Bedeutung für die morphologische Betrachtung ist.

Schon aus der Stufe 2 geht für den Flügel, außer der Abhängigkeit von der Beinmuskulatur, dessen Bedeutung als tergale Bildung hervor; zugleich wird die Ausbildung der Pleuralleiste (lp), d. h. des Pleuralgelenkkopfes (pk) als Widerlager, wie bei Betrachtung des Mechanismus gezeigt werden wird, von notwendigster Vorbedingung für weitere Flügelbewegungen, so daß die Ausbildung der Pleurenregion in ursächlichem Zusammenhange mit diesem Vorgange steht und für den Prothorax, wo sie ja gleichfalls besteht, Reduktionserscheinungen in jenem Sinne wahrscheinlich macht.

Ann.: Diese Beurteilung der Pleuralleiste, als eines morphologischen Hinweises auf die notwendig anzunehmende ehemalige Existenz eines, wenn auch völlig rückgebildeten Flügels findet sich neuerdings in einer Arbeit VERNHOEFFS (1903, S. 94), welcher diese Anschauung zu einer Beurteilung der flügellosen Dermapteren benutzt. Daß nun gerade diese Flügel im Prothorax bei den eventuellen Vorfahren existiert haben müssen, soll meinerseits damit nicht behauptet werden; es ist dies zunächst nur als der Ausdruck von den, in der Natur der betreffenden Arten bzw. der betreffenden Segmente begründeten, verwandtschaftlichen Organisationsfaktoren aufzufassen.

Es kommt somit alsbald zu einer beweglichen, fallschirmartigen Duplikatur, einem Stadium, über welches *Gryllus* prinzipiell nur wenig hinauskommt, wie die Mechanik zeigen wird. Es fällt dabei auf, daß (von der Verschiebung des »III« pm_3 nach hinten abgesehen) gerade der pseudopleurale pm_3 und der Dorsoventralmuskul dm_3 des Trochanters die Ausbreitung des Flügels vervollständigen.

Daß es gerade die hintere Dorsoventralmuskulatur ist, an welche die Anfänge der Flugbewegung geknüpft sind, ist eine im Zusammenhange mit der Sprungfunktion der Hinterbeine und des in diesem Zusammenhange nützlichen Fallschirmes interessante, wohl nicht zufällige Erscheinung. Bei manchen sprungfähigen, oder sich von Höhen herabstürzenden Reptilien und Säugern, selbst bei Fischen, tritt nicht selten eine Entwicklung von Fallschirmen auf, und auch bei *Gryllus domesticus*, welcher in Afrika frei auf Palmen leben soll, ist Gleiches vorhanden; vielleicht ist es gleichfalls kein Zufall, daß sprungbegabte Tiere gerade in den den Geradflüglern nahestehenden Ordnungen häufiger vorkommen (Coleopteren, Hemipteren,

auch noch Dipteren) (9). Ob die Zusammenstellung dieser, bei der vergleichenden Mechanik der Flügel näher zu betrachtenden Dinge in Verbindung mit der Tatsache, daß bei höheren Insektenordnungen die Flügelmuskulatur allmählich von den Aufgaben der Beinbewegung befreit wird (vgl. die zunehmende funktionelle Bedeutung des pm_{14} , S. 510), zu einer phylogenetischen Spekulation berechtigt, bleibe dahingestellt.

Wie nun aber angenommen werden muß, daß die in pm_{1-3} pleural verschobene Dorsoventralmuskulatur als Flugmuskulatur im tergalen Bezirk zur Sonderung gelangte, erweist sich der Flügel in seinem Costalgelenkbezirk, also dem episternalen (vgl. später S. 490) — und dieser ist der wichtigste und bei allen Insekten weitergebildete Bezirk —, als rein tergale Duplikatur, außerhalb des Bereichs der Flankenhaut-Pleura (plh , pl_1) gelegen (vgl. KRÜGER S. 55, Abs. 3).

Der mit Ausbildung der Pleuraleiste geschaffene Gegensatz zwischen dem primär aktiv denkbaren Costalfeld und einem zunächst passiv annehmbaren, sekundär bewegten Analfelde des Flügels, entspricht der für den ganzen Thorax durchführbaren Regioneneinteilung eines Episternum und eines Epimeron in morphologischer und mechanischer Hinsicht.

Es ist nun die Frage, ob auch das Analfeld rein tergale Duplikatur sei. Die Betrachtung des Ursprunges des Anallappens f_3 im Metathorax (Taf. XV, Fig. 3, 4, 9) macht dies höchst wahrscheinlich; bezüglich der Muskulatur desselben ist keine genaue Entscheidung zu treffen; sie würde für die tergale Natur auch des Anallappens sprechen, falls sich durch entwicklungsgeschichtlichen Nachweis der sechste Pleuralmuskel pm_6 als Dorsoventralmuskel und nicht als sternalpleuraler Flankenmuskel, für welchen er topographisch vorläufig gehalten werden muß, erweist; dann würde auch der pm_7 mit seiner merkwürdigen unteren Anheftung sich sehr passend als tergalpleuraler Muskel herausstellen. Es wird bei Betrachtung des Prothorax (vgl. S. 490) weiter darauf eingegangen werden. Doch glaube ich, daß auch ohnedies der vergleichend-anatomische Befund bereits ausreicht, den Flügel als beweglich gemachte tergale Faltenbildung zu bezeichnen, ohne daß es der Voraussetzung einer Tracheenkieme und ähnlicher Spekulationen bedarf.

Wenn die Gelenkplatten p_1 und p_2 topographisch als epimerale bezeichnet wurden, so soll damit nicht ausgedrückt sein, daß sie als »Schnürstücke« des Epimeron aufzufassen seien; sie können ebensogut

tergale Abgliederungen oder auch aus rein physiologischen Gründen das Erfordernis eines in weicher Haut ansetzenden Muskels sein.

Schließlich zeigt sowohl die bei Betrachtung des Chitinskeletts gemachte Erfahrung, daß eine für das Elytron und den häutigen Flügel bis ins kleinste übereinstimmende Regioneneinteilung im Flügel selbst und völlige Homologie in den Gelenkstücken herrscht, als auch die genau übereinstimmende Muskulatur desselben, daß das Elytron und der häutige Flügel morphologisch als gleichwertig aufzufassen sind. Man hatte bisher noch immer die Vorstellung nicht aufgegeben, die Elytren möchten dasselbe bedeuten, was im Prothorax das Halsschild ist, beide als homologe, tergale Seitenlappenbildung aufgefaßt, — daß der häutige Flügel aber, zu jenem gegensätzlich, als eine im Meso- und Prothorax unterdrückte Bildung, homolog den Tracheenkiemen, aufzufassen sei. Wir kommen auf diese Frage sogleich zurück.

Geschichtliches über die Morphologie der Flügel.

Nachdem die Anschauung vorgetragen ist, welche sich aus den Befunden bei *Gryllus* für verschiedene Fragen der Flügelmorphologie ergibt, möchte ich nunmehr auf die Ansichten älterer Forscher auf diesem Gebiete eingehen und versuchen, ob sich für vorliegende Frage eine bestimmte Entscheidung fällen läßt.

Die Frage war stets die: sind die Flügel **tergale**, etwa dem Halsschildseitenlappen gleich zu setzende, oder mit dem Tracheensystem ursächlich zusammenhängende, etwa den Tracheenkiemen gleich zu stellende und phylogenetisch aus ihnen hervorgegangene, **pleurale** Bildungen?

I. Besprechung unsrer Frage nach den sie betreffenden Arbeitsgebieten.

In vorliegender Arbeit ist die Behandlung der Frage auf dem noch nicht betretenen Wege vergleichender Anatomie der Teile des einzelnen, fertigen Tieres versucht worden. Es wurde jedoch bereits darauf hingewiesen, daß die vergleichende Betrachtung der am Aufbau der einzelnen Metameren beteiligten Elemente der entwicklungsgeschichtlichen Bestätigung bedarf (vgl. Absatz 3).

Über die Arbeiten, die für die Flügelmorphologie von Bedeutung waren, ist folgendes zu sagen:

- 1) Es erscheint sonderbar, daß — trotz der Vermutung (vgl.

KRÜGER, S. 55, Absatz 3 und 2) einer vielleicht primären Bedeutung der Muskulatur für die Bildung der Flügelgelenke und des Flügels, sowie überhaupt einer Abhängigkeit der Deutung des Flügels von der Gelenkbildung — für beide Fälle auf diesem Gebiete nichts gearbeitet worden ist, besonders nicht entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen diesbezüglich bei Hemimetabolen angestellt worden sind.

Die Spekulation hat auch auf diesem Gebiete eingesetzt, bevor die exakte Untersuchungsmethode dies gestattete; ja die Tracheenkiemen haben, besonders ihre Muskulatur, bis heute noch keine exakte Bearbeitung erfahren.

2) Arbeiten vergleichend-anatomischen Inhalts, ohne genaueres Eingehen auf anatomische Einzelheiten, jedoch — besonders auch im Sinne phylogenetischer Betrachtung — spekulativ behandelt, beziehen sich zugleich auf Vergleichung mehrerer Insektenformen untereinander. Solche, zum Teil bereits ältere Forschungen kommen erst in zweiter Linie in Betracht. Diese und die noch außerdem bei vergleichend-anatomischer Betrachtungsweise zu berücksichtigenden Arbeiten — obwohl sie zum Teil andre Themata behandeln — sind folgende: SWAMMERDAM (1737), LATREILLE: 1820, 1821 und Cours d'entomologie, GEGENBAUR 1870, PLATEAU 1871, WOODWARD 1876, PALMÉN: Tracheensystem 1877, GRABER 1877, HOFMANN 1879, MEINERT 1880, v. LENDENFELD 1881 (flugmechanisches Thema), VAYSSIÈRE 1882, AMANS 1885 (flugmechanisches Thema, Bemerkung S. 27, Annales), CHOŁODKOWSKY 1886, HAASE 1886, CHOŁODKOWSKY 1887, JAWOROWSKY 1897.

Spekulationen in diesem Sinne finden sich daher auch stets im Anschluß an die Arbeiten der übrigen Autoren, z. B. KRÜGER (1898), HOFFBAUER (1892) usw.

3) Infolge der Würdigung der Bedeutung der Entwicklungsgeschichte allgemein entstanden die meisten, wichtigsten und wirklich exakten Arbeiten auf ontogenetisch-entwicklungsgeschichtlichem Gebiete, welche der Vergleichung reichliches Material bieten; allerdings wurde hierbei den Beziehungen des Tracheensystems zur Flügelanlage eine weitaus größere Beachtung geschenkt, als denen der Muskulatur. — Es sei schon an dieser Stelle hervorgehoben, daß meiner Ansicht nach dem Tracheensystem eine geringere Bedeutung hinsichtlich der Morphologie des Flügels zukommt als der Muskulatur. Wo überhaupt eine Entwicklung und damit ein lebhaftes Ernährungsbedürfnis eintritt,

werden Tracheen stets in reichlicher Entwicklung vorhanden sein müssen, und muß daher auch jegliche Art der Flügelanlage, besonders die Imaginalscheibe bei den sekundär holometabolen Insekten, mit ihnen primär verbunden und von ihnen in »biologischer« Hinsicht abhängig sein. Die Art des jetzt wohl (vgl. Tower, bes. S. 527 ff.) in allen Phasen bekannten Zusammenhanges von Flügelanlagen als ectodermalen Ausstülpungen und Imaginalscheiben als plakalen oder thylakalen, stets hypodermalen Bildungen, nicht als Entwicklungen aus der Tracheenintima usw. (vgl. KRÜGERS Übersicht S. 38) und die Art ihres Auftretens sowohl in der Reihe der Insekten bei systematisch-»phylogenetischer« Übersicht derselben, als auch zeitlich-ontogenetisch bei den einzelnen Formen — zeigt, daß die Flügelanlage bei allen Insekten wesentlich gleich ist (Tower, S. 538), bei Holometabolen jedoch sich sekundär aus dem Zusammenhang mit der Muskulatur des Flügels herausgelöst hat, und daher die Frage bei hemimetabolen Insekten entwicklungs-geschichtlich zu allernächst in Angriff genommen werden muß. Nur hier wird die Bedeutung der Muskulatur und Gelenkbildung für den Flügel wirklich erkennbar sein.

Mit der Zurückweisung der zuerst von GEGENBAUR vertretenen Ansicht der Entstehung der Flügel aus dem Grunde »innerer Notwendigkeit« oder mit dem Causalmoment der Respiration, soll die Bedeutung des einmal vorhandenen Tracheensystems für die weitere Ausbildung des Flügels nicht unterschätzt werden. Wenn-gleich nunmehr feststeht [Tower, KRÜGER (1898)], daß keine scharfe Grenze bezüglich der Flügelanlagen bei hemimetabolen und holometabolen Insekten existiert, so möchte ich dennoch mit einer solchen Unterscheidung die betreffenden Arbeiten anführen und im übrigen in diesem Zusammenhange auf die Besprechung der entwicklungs-geschichtlichen Arbeiten bis 1886 bei REHRBERG (1886) verweisen; es sind:

Für hemimetabole: MÜLLER 1873—75 bei Termiten, TOWER 1903, REHRBERG 1886 über *Phyllostromia germanica*.

Für holometabole: SEMPER 1857 bei Lepidopteren, WEISMANN 1864 bei *Musca*, 1866 bei *Corethra*, LANDOIS 1871 bei Lepidopteren, GANIN 1877 bei Dipteren und Ameisen, DEWITZ 1878 bei *Formica* und Lepidopteren, 1881 bei Lepidopteren und Phryganiden, PANKRITUS 1884 bei Lepidopteren, KRÜGER 1898 bei Coleopteren, WAIL 1900 und 1901 bei *Eristalis*, TOWER 1903 bei Coleopteren. Während ich die übrigen, von andern Autoren schon oft besprochenen Arbeiten nur kurz

anführe, habe ich auf die neuesten Arbeiten, wie KRÜGER und TOWER näher einzugehen (vgl. S. 483 ff.).

Soviel über die Arbeitsgebiete, welche die Morphologie des Flügels betreffen. Wir werden den Inhalt dieser Arbeiten kennen lernen, wenn im folgenden eine Beurteilung derselben unter einem andern Gesichtspunkte versucht wird. Weder mit diesem nun folgenden, noch mit dem soeben innegehaltenen Gedankengang fällt der Gang geschichtlicher Entwicklung streng genommen zusammen, weshalb ich eine Übersicht in letzterem Sinne unterlasse.

II. Die verschiedenen Anschauungen betreffend die Morphologie der Flügel.

Wir fragen, welche Wandlungen die Beurteilung der Morphologie der Flügel durchgemacht hat:

a) Die Frage, ob und wie die beiden Flügelpaare mit gewissen Bildungen an den beiden vorderen Thorakalsegmenten verschiedener Insekten, den Alulae der Dytisciden, den Tegulae der Hymenopteren und den Pterygoden der Lepidopteren zu homologisieren seien, hatte zugleich die Frage aufgeworfen, ob denn Deckflügel, Elytron, und der häutige Flügel wirklich homologe Bildungen seien: und ob nicht vielmehr die Elytren als dorsale, auf das Halsschild zu beziehende Bildungen den häutigen Flügeln als pleuralen, auf Tracheenkiemen zu beziehenden Bildungen gegenüberzustellen seien. Diese von MEINERT, HAASE, CHOLODKOWSKY, HOFFBAUER, KRÜGER behandelte Frage mag hier als eine Tatsache von historischem Interesse erwähnt sein und es mag im übrigen auf KRÜGERS Ausführungen (S. 51) verwiesen sein (10).

Nicht nur aus des letzteren entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen, sowie durch die bestätigenden Angaben TOWERS (1903)¹

¹ Es sei an dieser Stelle bemerkt, daß die Untersuchungen KRÜGERS und TOWERS prinzipiell für den Deckflügel, sowie den häutigen Flügel bezüglich Ursprung und Entwicklung gleiche Ergebnisse enthalten. Auch ist die morphologische Vergleichung beider Flügelpaare bei beiden Autoren eine gleiche, und Abweichungen ergaben sich erst in allgemeinen Schlußfolgerungen, sowie in der Auffassung der von KRÜGER beschriebenen letzten Entwicklungsphasen des Elytron seitens TOWERS. Aber auch die diesbezüglichen Angaben beider Forscher enthalten, z. B. betreffend den inneren Hohlraum zwischen den Basalmembranen, keine Gegensätze. Nach der Vergleichung von KRÜGERS Bemerkung S. 57 mit den Ausführungen TOWERS S. 549 erklären sich die Widersprüche aus einem, wohl in dem Worte »Strukturen« beruhendem Mißverständnis seitens TOWERS, welcher »divergente Strukturen« als »morphologisch verschiedene

folgt die morphologische Gleichheit beider Flügelpaare bei Käfern, sondern auch allgemein aus dem Studium der Aderbildungen durch KOLBE (1901) und REIDTENBACHER (1886), der Gelenkbildungen durch AMANS (1884, 85), aus den augenscheinlichen Übergängen zwischen Deckflügel und häutigen Flügeln bei den Deckflüglern der Hemipteren, Orthopteren und aus dem entwicklungsgeschichtlichen Verhalten selbst bei Forficuliden (nach eignen Untersuchungen), sowie aus dem morphologischen Verhalten der Muskulatur bei *Cryllus* und aus der danach erlaubten Rückbeziehung dieser Befunde auf die Angaben von AMANS usw. für die übrigen Insekten.

b) Die nunmehr vereinfachte S. 478 gestellte Frage lautet: Sind **beide** Flügelpaare tergale, etwa den Halsschildseitenlappen homologe, aber gelenkig abgesetzte Fortsatzbildungen des Rückens oder pleurale, mit dem Tracheensystem in ursächlichem Zusammenhang stehende Duplikaturen? Es werden in diesem Zusammenhange fünf Punkte zu besprechen sein.

1) Die Ansicht, der Flügel sei eine pleurale, den Tracheenkiemen entsprechende Duplikatur und habe sich phylogenetisch aus ihnen entwickelt, ist zuerst von GEGENBAUR in aller Schärfe begründet worden und die Forscher, welche, — wenn sie auch keine phylogenetische Herleitung unternehmen —, so doch den morphologischen ursächlichen Zusammenhang mit dem Tracheensystem beleuchten, sind wohl die zahlreichsten.

PLATEAU (1871), welcher danach die Frage allgemeiner gehalten diskutierte, sieht im Flügel zwar keine nach außen gewachsene Verbreiterung trachealer Aderung, sondern mit Hinweis auf die Ephemeriden ein umgewandeltes Stigma. Er beachtet weder die Gleichzeitigkeit der Stigmen und Flügel an einem Segmente, noch kannte er die 1877 von PALMÉN beschriebenen Vorgänge bei der Metamorphose der Ephemeriden. Seine ganze Beweisführung (Satz 1 und 3) erscheint hinfällig. Ebenso die VERNONS, zumal auch entwicklungsgeschichtlich das Nebenherbestehen von Flügelanlage und Stigma feststeht. TOWER (1903) zieht allerdings eine VERNON zustimmende Schlußfolgerung, der ich mich schon auf Grund TOWERS

Bildungen auffaßt, während KRÜGER eine histologische Angabe macht; so auch an andern Stellen. Ein Konservierungsfehler ist bei der von KRÜGER angewandten Sorgfalt, wie mir der Verfasser letzthin noch persönlich auseinandersetzte, um so unwahrscheinlicher, als seine Angaben durchaus nichts Befremdliches enthalten; auch fragt KRÜGER mit Recht, warum dann nicht frühere Stadien der Flügelentwicklung durch die Salpetersäure gebläht seien?

eigner Untersuchungen nicht anschließen kann (vgl. soeben genannte Gründe). Auch die Gründe GEGENBAURS mit dem Hinweis auf die Ähnlichkeit des Tracheenverlaufs in jungen Insektenflügeln und in Ephemeridenkiemen erscheinen dadurch bedeutungslos. Dennoch ist bei der Möglichkeit des Nebenherbestehens von Tracheenkiemen und Stigmen die Homologisierung der Flügel mit ersteren nicht unmöglich gemacht.

Schwerwiegender sind die von den entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen beigebrachten Gründe, welche der Mehrzahl nach die pleurale Natur der Flügel vertreten.

Von den an Hemimetabolen gemachten Beobachtungen spricht sich diejenige REHBERGS für eine pleurale Entstehung der Flügel aus; jedoch sind seine Wahrscheinlichkeitsgründe dafür rein topographischer Natur und in Anbetracht der abgeflachten Körpergestalt der Schaben kaum von größerer Bedeutung. DEWITZ trifft keine endgültige Entscheidung, schließt sich aber im übrigen den Angaben der Forscher an holometabolen Tieren an. Diese, bereits oben genannten, letzteren Autoren fördern fast alle die Auffassung der Flügel als tracheale und pleurale Bildungen: WEISMANN, LANDOIS, GANIN, DEWITZ, PANKRITIUS, VERNON! und besonders wieder TOWER, welcher gegen KRÜGERS (S. 55), eine tergale Herleitung der Flügel befürwortende Auffassung Widerspruch erhebt. Bezüglich dieser älteren Forscher sei auf KRÜGERS geschichtliche Ausführungen (S. 38, Imaginalscheiben) und meinen oben erwähnten (S. 480), auch für TOWER geltenden Einwand gegen die Bedeutung der Untersuchungen an holometabolen Tieren für die Morphologie der Flügel verwiesen.

TOWER zeigt gleichfalls, daß die Flügel als hypodermale Bildungen neben dem Stigma für sich, wenn auch im engsten Zusammenhange mit ihm, entstehen, schließt aber daraus auf eine Identität der Flügel- und Tracheenanlage, womit die Bedeutung des Flügels als eine pleurale Bildung behauptet (S. 536) und die Vergleichung mit den Tracheenkiemen zugelassen ist. Ich gebe TOWER zu, daß bisher aus dem einwandfreien Tatsachenmaterial von seiten der anatomisch-morphologischen Untersuchung und Entwicklungsgeschichte, wenn auch nicht keine, so doch keine schwerwiegenden Stützen für die tergale Natur der Flügel beigebracht sind, daß im übrigen aber, wie bereits betont, aus den besprochenen, naheliegenden Gründen (vgl. S. 470 f., 475 f., 477, 479 f.) letztere Auffassung vorzuziehen ist. TOWER ist zu seinem Satz S. 561, betreffend »wildeste Spekulation«, um so weniger berechtigt, als er nichts prinzipiell Neues bringt und ohnedies durch

die wenn auch spärlichen Angaben über Muskulatur eine weitere Kritik zuläßt; nämlich:

Wenngleich die Figuren Towers Taf. XV, Fig. 14, Querschnitt des Coleopteren-Mesothorax, verglichen mit Taf. XV, Fig. 15, Querschnitt des zweiten Abdominalsegments, die Auffassung zulassen, es seien die ober- bzw. unterhalb der --- nach Tower untereinander homologen --- Stigmen- und Imaginalscheibenanlage ansetzenden Muskeln einander homolog, so ist dies doch keineswegs überzeugend nachgewiesen. Zieht man etwa Folgerungen von Towers Käfer auf *Gryllus*, so würde man zu dem gewiß unrichtigen Schluß gelangen, einer der im Abdomen von *Gryllus* unterhalb des Stigma ansetzenden Muskeln sei homolog dem im Thorax von *Gryllus* direkt unterhalb des Flügels ansetzenden Muskel $pm_{1,2,3}$ oder pm_6 , für die wir doch die Auffassung als *dcm* mit Sicherheit, für pm_6 mit Wahrscheinlichkeit zulassen müssen. Entweder sind daher die beiden von Tower verglichenen Muskeln (der untere alsdann im Abdomen als sternalpleural) nicht homolog — denn es kann gezeigt werden, daß die »Depressoren« des Käferflügels vergleichend-anatomisch dorsoventrale oder tergalpleurale Muskeln sind —, oder sie sind homolog, und alsdann ist der untere Muskel in Fig. 14 nicht, wie Tower meint, ein Depressor des Flügels, sondern einem der sternalpleuralen Beinmuskeln, pm_4 z. B., vergleichbar, was die Vergleichung mit den Käfern kaum zuläßt (vgl. im IV. Teil). Ich kann hier nicht auf weiteres eingehen und möchte mich damit begnügen, auf die noch zu erwartenden, weiteren diesbezüglichen Untersuchungen hingewiesen zu haben¹; auch dürfte, nachdem bereits im Thorax eine sekundäre Verschiebung des Stigma nach unten wahrscheinlich wurde (vgl. das Verhalten der beiden verschiedenen pm_7), eine dem Tergit genäherte, also tergalpleurale Lage der Stigmen ursprünglich nicht unwahrscheinlich sein, wie die im Vergleich zur Muskulatur hohe Lage der Abdominalstigmen zeigt.

Ich möchte also nach allem die Anschauung beibehalten: Das Stigma und die Flügelanlage seien primär unabhängig und topographisch entfernt voneinander, jedoch bei Holo- metabolen sekundär ontogenetisch einander genähert und scheinbar abhängig voneinander und fragen, wie kommt das Stigma sekundär in die mit der Flügelanlage gemeinsame, morphologisch tergale Lagerung (vgl. auch Abschn. i, S. 498).

Daß der nach Tower unterhalb der Imaginalscheibe ansetzende

¹ Es könnte vielleicht schon eine Vergleichung der Arbeiten BREEDS und TOWERS Aufklärung geben; ich kann dem vorläufig nicht nachgehen.

Muskel als ein dem $pm_{1,2,3}$ oder pm_6 bei *Gryllus* vergleichbarer Muskel embryonal frühzeitig in seiner pleuralen Verschiebung angelegt ist und scheinbar keine genetischen Beziehungen mehr zu dem dorsal angreifenden Antagonisten zeigt — welche ja anders bei *Gryllus* sehr augenscheinlich waren —, scheint bei der großen Bedeutung der Flugorgane allgemein für die Insekten und der ganz abweichenden Art der Flügelanlage bei Holometabolen nicht sonderbar.

Ich möchte daher einer durch entwicklungsgeschichtliche Untersuchung »bewiesenen« morphologisch primär-pleuralen Bedeutung der Flügel nicht beistimmen — TOWERS Einwand gegen PACKARD erscheint doch sehr schwach (S. 562) — und im übrigen die Beziehung des Flügels zum Stigma analog halten den von PALMÉN beschriebenen Beziehungen der Ephemeridentracheenkiemen zu letzterem.

2) Obwohl ich nun die noch übrigbleibende Fragestellung, ob die Flügel den Tracheenkiemen gleich zu setzen seien, für viel zu spekulativ und daher von vornherein überhaupt für unrichtig halte, so möchte ich doch hervorheben, daß kein exakter Beweis für dieses Problem besteht (s. auch unter Abs. 1); ich stimme hierin TOWER und PACKARD vollkommen bei und verweise wiederum auf TOWERS Ausführungen S. 562. GRABER (S. 183 ff.), welcher sich für keine der beiden Möglichkeiten der morphologischen Deutung der Flügel entscheidet (S. 190), scheint unter Hinweis auf *Chlocon dimidiatum* (Fig. 183) dem Vergleiche mit Tracheenkiemen nicht abgeneigt. Da aber, wie auch GRABER zugibt, die allgemeine Morphologie auf ein primäres Landleben der Pterygoten deutet und die Tracheenkiemen sekundäre Anpassungen sind, so liegt auch hier wieder die Auffassung der Flügel als tergale Bildungen näher, als ihre Homologisierung mit Tracheenkiemen.

Bezüglich der letzteren Frage liegt ein Vergleichsmaterial in den Arbeiten PALMÉNS (1877) und VAYSSIÈRES (1882) vor; ich habe aus diesen Arbeiten nicht die Anschauung der morphologischen Ableitung der Flügel von Tracheenkiemen erhalten. *Prosopistoma* zeigt sogar einen gewissen Gegensatz beider Bildungen. Da noch weitere Untersuchungen erforderlich sein dürften, gehe ich vorläufig auf eine weitere Diskussion dieser Frage nicht ein.

Könnten Flügel und Tracheenkiemen morphologisch einer gleichwertigen Anlage entsprechen — was aber durchaus nicht nötig ist —, so müßten letztere tergale Bildungen sein. ADOLPHS Untersuchungen über das doppelte Flügelgädder haben der Kiementheorie zu weiteren,

sich auf die entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen an Holometabolen stützenden Argumenten verholten. Auch bei Hemimetabolen (COMSTOCK) sind zweierlei Tracheen direkt nachgewiesen. Man darf indes solchen Spekulationen vorläufig keinen entscheidenden Wert beimessen, da ja vielleicht höchstens Analogien, aber keine direkten Beziehungen zwischen den betreffenden Gebilden vorliegen.

Die bezüglich der Tracheenkieme gestellte Frage nach der pleuralen Natur der Flügelduplikaturen geschah unter der höchst wahrscheinlichen Voraussetzung der morphologisch pleuralen Bedeutung der Tracheenkiemen. Es sei bemerkt, daß zum exakten Beweise selbst dieser Annahme die notwendige Untersuchung der Muskulatur der Tracheenkiemen noch aussteht.

3) Mit Ablehnung der unter 1 und 2 erwähnten Auffassung ergibt sich eine allgemein tergale Natur der Flügelduplikaturen. Außer den von mir bei *Gryllus* gemachten Erfahrungen, welche durch vergleichend-anatomische Betrachtung auch für die übrigen Insekten gültig werden, sprechen direkt dafür folgende Untersuchungen:

KRÜGER spricht sich für diese Auffassung aus. GRABER (S. 183 ff.) befürwortet für einen Teil der Insekten die Auffassung als tergale Fortsatzbildungen. MÜLLERS Angaben für Termiten sind gleichfalls unsrer Annahme günstig (vgl. s. Ansicht S. 252, 253 in diesem Sinne) und zeigen zudem eine gewisse Unabhängigkeit der Flügelanlage von den Tracheen. Selbst PLATEAU kommt zu der Annahme einer dorsalen Entstehung der Flügel, allerdings mitsamt Stigmen; wenn auch seine Ausführungen nichts beweisen, so bieten sie immerhin Interesse. Daß REINBERGS Untersuchung dieser Auffassung nicht hinderlich ist, wurde bereits erwähnt. COMSTOCKS Untersuchungen an Orthopteren zeigen die hoch dorsale Entstehung der Flügel und ihre Stellung zu den allerdings unbekannten Muskeln.

4) Spezialisiert man die vorige (Abs. 3) Fragestellung noch weiter, so fragt man, sind die Halsschildseitenlappen des Prothorax den Flügeln — letztere als gelenkig abgegliederte Seitenlappenbildungen des Tergits — homolog?

Diese Vermutung ist bereits öfters ausgesprochen, jedoch liegen exakte Untersuchungen zur Beantwortung dieser Frage nicht vor.

Wenn auch die Schwierigkeit, wie sie bei einer doch wohl etwas rohen phylogenetischen Vorstellung: »Wie wir uns das Beweglichwerden der Elytren gegenüber der doch starren Verbindung von Thorax und Halsschildseitenlappen zu denken haben« (vgl. KRÜGER,

S. 55)¹ bezüglich der Gelenkbildungsweise der Flügel auftritt, nicht vorliegt, so sind Untersuchungen über die Entwicklung der Gelenkbildung bei Hemimetabolen, wo tatsächlich eine Gliederung der tergalen Decke in anderer Weise ontogenetisch allmählich erfolgt, von größter Wichtigkeit. Es ist anzunehmen, daß die Gelenkbildungen als Folgeerscheinung der wirkenden Muskelkräfte unschwer erklärlich sind. Die diesbezüglichen Untersuchungen habe ich für *Gryllus* in Angriff genommen.

MÜLLERS Angaben über die Prothorakalseitenlappen bei Termiten befürworten die Homologie der Flügel mit Halsschildseitenlappen.

Das allgemeine Auftreten großer Seitenlappenbildungen bei den Orthopteren (vgl. auch WOODWARD) haben den Vergleich mit den Flügelbildungen nahe gelegt und die Frage der sogenannten Prothorakalflügel aufgerollt (vgl. LATREILLES Käfer) (22). Die so häufigen und oft beträchtlichen Seitenlappenbildungen an den Segmenten der Insektenlarven, und auch die Seitenlappenbildungen bei Crustaceen dürften in diesem Zusammenhang zu berücksichtigen sein (11).

MÜLLERS Angaben können jedoch auch anders gedeutet werden und auch der Hinweis HOFFBAUERS (1892) auf die gleiche histologische Beschaffenheit der Prothorakalanhänge, z. B. Drüsenbildungen, ist durchaus nicht zwingend für eine Homologisierung besagter Bildungen, da auf der gleichen histologischen Beschaffenheit ein allgemeiner morphologischer und, wie KRÜGER mit Recht anführt (S. 53 unten und 54), in der äußeren Formenerscheinung wechselnder Charakter integumentaler Bildungen überhaupt beruht. HOFFBAUER kannte damals noch nicht die Homologie der Deckflügel und häutigen Flügel, sonst hätte er wohl kaum einen so großen Wert seinem Argument beigemessen. Auch *Proscopistoma* überzeugt nicht, daß die Flügel dem Halsschild gleichzusetzen sind (vgl. VAYSSIÈRE 1882). KRÜGER spricht sich vermutungsweise für eine Homodynamie von Halsschildseitenlappen und Flügel aus, eine Anschauung, die eben durchaus nichts Unwahrscheinliches besitzt.

Im folgenden Abschnitte soll, wenn auch zunächst ohne Stütze seitens der Entwicklungsgeschichte, eine Deutung des Halsschildseitenlappens auf vergleichend-anatomischer Basis versucht werden; daraus wird es nicht unwahrscheinlich, der Flügel könnte eine noch

¹ Nach persönlicher Rücksprache ist die Ansicht, welche der Verfasser damit verbindet, die, daß ein Beweglichwerden der Halsschildseitenlappen bei Ernangelung entsprechender Muskulatur ontogenetisch unverständlich ist.

mehr dorsalwärts gelegene Duplikatur sein, als die Halsschildseitenlappen es sind.

5) Die bereits (S. 474) erwähnte und noch zu prüfende Angabe von entomologischer Seite, die des Ersatzes eines fehlenden Beines durch einen Flügel, fällt bei der Allgemeinheit der Angabe aus dem Rahmen dieser Betrachtung heraus.

Schließlich sei noch ein Hinweis auf eine Bemerkung Krügers bezüglich der Querbrücken in dem Deckflügel gemacht (vgl. Krüger, S. 56 und 57). Die mißzuverstehende, scharfe Sonderung zwischen primärem bzw. sekundärem Hohlraum des Flügels ist, da sie zeitliches Nacheinander, nicht ein Nebeneinanderbestehen derselben bezeichnet, wohl nicht in der Schärfe zu fassen, wie es Krüger tut: die Arbeiten Kolbes und Bonsdorffs über den Zusammenhang der Deckflügelskulpturen mit den Querbrücken der Käfer dürfte doch für einen gewissen Zusammenhang beider Bildungen sprechen. Es ist bei *Gryllus* gezeigt worden, wie ein allmählicher Übergang der kontinuierlichen Aderwände in die sie fortführenden Querbrückenreihen existiert (vgl. S. 334); allerdings sind die Querbrücken der Käfer Bildungen der oberen Chitinklamelle, die von *Gryllus* hauptsächlich Zapfen der unteren Lamelle. Tower bezweifelt, daß Krüger infolge Anwendung von Salpetersäure die Kontinuität der Entwicklungsvorgänge richtig gesehen hat; ob er Recht hat, ist, wie gesagt, zu bezweifeln; jedoch dürfte die Sache noch einmal zu prüfen sein (vgl. hierzu Fußnote auf S. 481).

Daß die endgültige Entscheidung der Frage nach der Morphologie der Flügel noch zahlreicher, weiterer Untersuchungen vergleichend-anatomischer und entwicklungsgeschichtlicher Art, besonders an Hemimetabolen, bedarf, z. B. bezüglich der Tracheen des Flügels, der Muskulatur dieses sowohl, wie der der Tracheenkiemen, bezüglich der Tergalfortsätze allgemein bei Articulaten und der Gelenkbildung, ist an Ort und Stelle bereits begründet worden.

Vorliegende Untersuchungen an *Gryllus* haben für den inneren Bau der Halsschildseitenlappen ähnliche Querschnittsbilder ergeben, wie in den beiden Flügeln; diesbezügliche Studien mit Berücksichtigung des Tracheenverlaufs und der Theorien Adolens sind wiederum eine Aufgabe für sich. Im nächsten Abschnitt soll eine Auffassung des Halsschildseitenlappens versucht werden.

e. Der Halsschildseitenlappen und die Morphologie des Prothorax (anknüpfend an S. 282, I. Teil).

Die bisherigen Erfahrungen an *Gryllus* ließen für den Prothorax die Bedeutung eines rückgebildeten Segments zu, in welchem die dem Meso- und Metathorax typischen Anlagen in einer der Beimbewegung dienenden, einseitigen Entwicklungsrichtung verwertet sind (vgl. S. 438).

So ist zunächst eine Scheidung zwischen prothorakaler sternalpleuraler und tergalpleuraler Muskulatur gleichwie in jenen Segmenten vorauszusetzen; doch würde dies noch nichts über eine Anlage von Flügeln aussagen, da im Abdomen ähnliche Unterscheidungen zutrafen. In der dorsalen Längsmuskulatur *Idm*₃ (110, 111) liegt ein deutlicherer Hinweis auf eine dem Meso- und Metanotum ähnliche tergale Einteilung. Der getrennte Ansatz der einzelnen Dorsoventral- und Pleuralmuskeln oben kann kaum zu einem Rückschluß auf dorsal zur Geltung gelangte Gesichtspunkte der Differenzierung benutzt werden; denn die im Meso- und Metathorax fehlenden *Idm*₇ (116) und *Idm*₈ (117) sind am Pronotum gleichfalls gut voneinander abgesetzt. Der erste Dorsoventralmuskel *dm*₁ ist völlig einheitlich und in ihm kein Hinweis auf Flügelbildung vorhanden. Dagegen zeigen die sternalpleuralen Beinmuskeln »progressive« Reduktionserscheinungen im Prothorax an.

Die Pleuralleiste, welche im Zusammenhang mit einer hohen Pleurenbildung auftrat und auf eine solche zurückverweist, zeigt mit ihrer tergalpleuralen Muskulatur gleichfalls Reduktionserscheinungen an; wenngleich unten die Coxa eines kräftigen Hüftgelenks bedarf, so rechtfertigt dieser Gesichtspunkt nicht die Ausbildung der vielmehr durch die Flügelbildung begründeten, hohen Pleuralregion; es ist, soviel ich übersehe, nicht bekannt, daß eine Pleuralleiste und hohe Pleurenregion in vorliegendem Sinne bei primär flügellosen Insekten vorkommt.

Es ist also im Prothorax ein auf eine Art von Flügelbildung gerichteter Entwicklungszustand annehmbar; ob von einem Prothorakalflügel die Rede sein kann, ist sehr fraglich; jedoch sind alle Elemente nachweisbar, welche auf eine Stufe 2 (vgl. S. 475, Morphologie der Flügel) hinweisen.

Die also durch die Vorderbeine in einem andern funktionellen Sinne angestrebte Entwicklungsrichtung im Prothorax und die von andern Autoren bereits nachgewiesene (KOLBE, S. 236) immer größere

Unmöglichkeit von Prothorakalfügeln, je vollkommene Lokomotion durch die Flügel angestrebt wird (wie ja große Ausbildung der Halsschildseitenlappen bei guten Fliegern nicht vorkommt), führte zu frühzeitiger Reduktion. Man gelangt demnach zunächst zu der Auffassung der Halsschildseitenlappen als dem Flügel gleichwertige, tergale Duplikaturen, seitliche, tergale Fortsatzbildungen, an welchen aber die bisher im Meso- und Metathorax unterhalb der Flügel-duplikatur ansetzende, als sternalpleural angenommene epimerale »Flanken«muskulatur (pm_6) alsdann sekundär oberhalb der Duplikatur verlagert, angeheftet sein würde (vgl. S. 437), mit Übersetzung über die Duplikatur hinweg.

Will man diese Verlagerung nicht annehmen, so muß man den pm_6 und pm_{6a} den (vgl. S. 469, 471) bereits hypothetisch angedeuteten Charakter echter Dorsoventralmuskeln geben, welche uns dann in ihrem, den $pm_{1,2,3}$ gleichendem Verhalten, der sekundären Anheftung unterhalb des Flügelansatzes, für die Morphologie der Flügel (vgl. dort) den Beweis bekräftigen, daß letztere rein tergale Bildungen seien, — alsdann aber dem Halsschildseitenlappen den Charakter einer rein tergalen Duplikatur nehmen, d. h. ihn nicht den Flügeln gleichsetzen, sondern als einfache, seitliche tergale Fortsatzbildung mehr pleuralseitig verlegen (12). Die nach oben gerichtete episternale, sternalpleurale Muskulatur $pm_{4,4a}$ bietet hingegen keine Deutungsschwierigkeiten, weil ja der Anteil des Episternum in der Pleurallamelle (vgl. S. 437) enthalten ist. Es würde nunmehr für alle drei Thorakalsegmente der Grundsatz bestehen, daß epimerale, sternalpleurale Flankenmuskulatur überhaupt nicht zur Ausbildung kommt. Die Richtigkeit dieser Annahme wird sich erst entwicklungsgeschichtlich bestätigen müssen; ich möchte sie aber schon jetzt der Annahme einer Verlagerung der pm_6 vorziehen und von hier aus auf obige Ausführungen in den einzelnen Abschnitten (vgl. S. 386, 396, 406, 416, 427 f., 437, 469 ff., 477) ergänzend zurückverweisen.

Sind also die pm_6 Dorsoventralmuskeln, die pm_7 tergalpleurale Flankenmuskeln, so sind die Flügel auch im epimeralen Bezirk (vgl. S. 477) als rein tergale Duplikaturen nachgewiesen. Die (Textfig. 14) Schemata des Prothorax bzw. Meso- und Metathorax geben eine Vorstellung von den weiteren Folgerungen unsrer Annahme:

- 1) Der Halsschildseitenlappen l ist eine einfache, seitliche Fortsetzung des Tergits an der zur Flankenhaut überführenden Grenze und liegt, wie im Abdomen, seitlich der dorsalen Ansätze

f. Die Übersicht über die drei Thorakalsegmente

ergab gleichwie im Abdomen eine auch in der Muskulatur erkennbare Flankenregion, ein Tergit und Sternit. Durch die Umbildung der Flankenregion zu festen Pleuren, mit unmittelbar angeschlossener, im Prothorax oben sehr freier Pleuralleiste, wurden die Stigmen nach hinten verdrängt. Die fest-chitinösen Pleuren sind im Meso- und Metathorax sehr hoch, im Prothorax sehr niedrig und häutig; nur das prothorakale Episternum ist als schmaler Anteil der Pleurallamelle gekennzeichnet. Der Ansatz sternalpleuraler Muskulatur am seitlichen Hüfttraude, das Übersetzen sternaler Muskulatur über die Hüfthöhle zur Pleura charakterisiert letztere als nicht etwa sternales »Schnüerstück«, oder etwa als vergleichbar dem Parasternum (*pst*) des Abdomens; daher die Flügel auch der Flankenhaut (*plh*) noch viel weniger wahrscheinlich entsprechen als in dem Falle der Auffassung der Pleuren als sternale Schnüerstücke.

Bei der Betrachtung in der Richtung von hinten nach vorn zeigt sich, in den Thoraxsegmenten dorsal eine Vereinfachung, sternal eine Zerlegung des Segments, im Skelett wie in der Muskulatur. Während nach vorn die Flügelbildung abnimmt, nimmt die Bedeutung der ventralen Extremitäten in einseitiger Entwicklung zu; Chitinskelett und Muskulatur zeigen die Bedeutung der bei den Grillen vielfach zum Graben in der Erde dienenden Vorderbeine (vgl. *Gryllotalpa*) (13).

Eine Homologie des Halsschildseitenlappens mit den als Flügel bekannten tergalen Duplikaturen konnte nicht wahrscheinlich gemacht werden; vielleicht sind weitere Aufschlüsse vom Studium des Tracheen- und Nervensystems zu erwarten.

Für das Stigma ist auf Grund der Muskulatur (*Hifm* [101], und S. 418, 467) anzunehmen, daß es dem Segmente, in dem es topographisch sich befindet, auch morphologisch angehört, daß also keine Verschiebung des Stigma eines Segments auf das nächstvorhergehende anzunehmen nahe liegt (vgl. Abschnitt i weiteres); es fehlt daher dem zweiten Maxillensegment und dem Metathorax ein Stigma; es ist zu erwarten, daß es im Metathorax bei eingehenden Untersuchungen doch noch gefunden werden kann. Über die hiermit verknüpfte Präsegmentfrage siehe später Abschnitt h.

g. Zweites Maxillensegment, »Mikrothorax«.

Die morphologische Betrachtung des zweiten Maxillensegments (vgl. S. 282, 289 ff., 447 ff.) gibt Anlaß zu weiteren Ergänzungen:

Zur Ansicht der Lage der Mundteile sei auf KOLBES (1893) Abbildungen (Fig. 61, 62) zur allgemeinen und Fig. 108 und 109 zur speziellen Vergleichung mit *Locusta* verwiesen. Es bleibt vorläufig nichts andres übrig, als den auf die *gula*, Submentum, folgenden schmalen Abschnitt bei *Gryllus* (I. Teil, Textfig. 1) mit dem verlängerten Mentum der *Locusta* zu vergleichen und dessen Verkürzung bei *Gryllus* mit der allgemeinen Verkürzung des Kopfes in Zusammenhang zu bringen. KOLBES »Eindruck« (S. 136): Submentum = Bauchschild des Maxillensegments, scheint mir (vgl. S. 450), nicht richtig (3).

Im übrigen zeigt das Segment durch seine Hinzunahme prothorakaler Anteile (vgl. S. 454 f.), wie morphologisch zueinander gehörige Bezirke nach physiologischen Gesichtspunkten unabhängig voneinander ausgebildet werden.

Die Chitinstücke der Halshaut wurden bereits von STRAUSS-DÜRKHEIM als pièces jugulaires, als zweiteilige Spangen mit beiderseitigem Condylus, beschrieben und als Reste sogar zweier untergegangener Segmente gedeutet; er stellte sie den Pleuren (Os ileum, ischium) des Thorax gleich, eine Auffassung, die, wie wir wissen, für *Gryllus* nicht durchführbar ist (14).

VERHOEFFS Beweisführung für die Existenz dieses Segments durch die Nerven des Unterschlundganglions und phylogenetische Spekulation im Hinweis auf Chilopoden wurde von BÖRNER (1903) zurückgewiesen. Die Innervierung der Muskeln vom Unterschlundganglion aus (vgl. BÖRNER, S. 305) bietet für unsre Anschauung nichts Auffallendes. Die Begründung VERHOEFFS durch die Muskulatur bekämpft BÖRNER sehr richtig mit dem Hinweis auf die Längsmuskeln, also auch auf die Elevatores capitis Od_{m_1+2} und darauf, daß kein völliges Muskelsegment erkennbar sei (vgl. BÖRNER, S. 303, 304 oben); dieses letztere ist ja nun allerdings nicht gerade erforderlich, wie z. B. die doch auch sehr rückgebildeten Kopfsegmente zeigen; es ist nur stets eine Fragestellung gemäß mechanischer Betrachtung vorzuschicken und demnach der Befund morphologisch zu beurteilen. Völlig unzulässig scheint mir jedoch die einseitige Betrachtung des Chitinskeletts von Segmenten mit völlig verschiedenen funktionellen Aufgaben und auf der Vergleichsbasis sehr fernstehender Gliedertiere, wie es Anneliden und von den Myriopoden selbst Chilopoden sind. Bei ähnlicher mechanischer Aufgabe jedoch zeigt sich ein bis in Details möglicher Vergleich, und GRABERS Bemerkung (S. 87 f.) vom »Gefasel von Schulterblättern usw.« ist, wie vorliegende Untersuchungen z. B. im Gelenk zeigen, ungerechtfertigt, wie auch

BRÄUER (1882, S. 240) in berechtigter Kritik hervorhebt: will man aber solche Vergleiche mit Pleuren und dergleichen auf Segmente ausdehnen, in denen keine Pleuren nötig sind (z. B. bei fehlender *pm*-Muskulatur) und in denen keine sekundären Reduktionserscheinungen innerhalb engerer Grenzen vorliegen, so hat GRAMER recht. Da also in dieser Hinsicht wohl Myriopoden und apterygote Insekten, nicht aber Apterygoten mit Pterygoten ohne weiteres vergleichbar sind, entbehrt die VERHOEFF'sche Beweisführung bezüglich des Skeletts der realen Vergleichsgrundlage.

BÖRNER ist jedoch, indem er den »Mikrothorax«, d. h. gewisse Muskeln desselben, ganz unsrer Anschauung (vgl. S. 454) entsprechend — zum Prothorax einbezieht, zu einer noch andern Auffassung gekommen; sie führt uns auf die Frage nach den Vorsegmenten und es soll gleich ein Urteil versucht werden, inwiefern diese Theorie und BÖRNER'S Folgerung: der »Mikrothorax« sei ein Vorsegment des Prothorax, berechtigt sein könne; denn ich glaube, *Gryllus* gibt uns in seinen primitiven d. h. vielseitigen Organisationsverhältnissen dazu ganz allgemein ein Recht. Vorerst mögen die bei Besprechung des »mikrothorakalen« Skeletts gestellten Fragen (vgl. S. 292) beantwortet sein, wie es *Gryllus* verlangt:

- ad 1)* Der »Mikrothorax« zeigt viele Elemente eines den thorakalen vergleichbaren Segments und zwar solche, welche von gleicher mechanischer Bedeutung sind, wie im Thorax.
- ad 2) Der »Mikrothorax« ist ebensowenig ein Vorsegment des Prothorax, als dessen epimerale Sternit ein Vorsegment des Mesothorax ist.
- ad 3) Die Plattenbildung der Halshaut entbehrt einer den thorakalen Regionen entsprechenden Deutungsmöglichkeit. Die feineren Faltenplättchen sind als Hautverstärkungen besonders exponierter Stellen anzusehen.

Der »Mikrothorax« ist eben der epimeral-sternale Abschnitt des zweiten Maxillensegments.

h. Über die Vorsegmente und die Duplizität der thorakalen Segmente.

Der Inhalt dieser Theorie wurde eingangs bei Aufstellung der verschiedenen, unser Thema berührenden Fragen entwickelt, vgl. S. 284. Wir knüpfen dort an.

Es ist zunächst vor auszuschicken, daß ein Segment embryologisch einheitlich erscheint und daß nur einige neuere Autoren diese Theorie der Zwischen- oder Vorsegmente annehmen; alle älteren Insektenanatomen, denen allerdings der Begriff morphologisch-phylogenetischer

Spekulation zum Teil völlig abging, haben niemals in den drei Thorakalsegmenten Spuren von einer Zweiteiligkeit in obigem Sinne gefunden. Dasselbe zeigen die Untersuchungen an *Gryllus*. Da die Anschauung der Duplizität der Segmente sich nirgends auf umfassendere anatomische Untersuchungen stützt, sondern allgemeinen Vergleichen im Chitinskelett verschiedener Klassen (Myriopoden und Lampyridenlarven!) (15) entspringt, so ist zunächst auf die einzige, etwa beweiskräftige Angabe BÖRNER'S (1903) einzugehen, wobei die Annahme wohl als sicher gelten darf, daß segmentale Muskulatur vom zugehörigen Segment aus innerviert wird:

Daß die »Mikrothorakal«nerven zu Mundgliedmaßen gehen, ist bei unsrer Deutung nicht auffällig (vgl. S. 446 und 450). Daß die Muskeln des »Mikrothorax« — d. h. also die gesamte intersegmentale Muskulatur — vom ersten Thorakalganglion (Prothorax) innerviert werden (wie BÖRNER angibt, S. 305), kann nach dem heutigen tiefen Stande unsrer Kenntnis der Muskel- und Nervenverbindung bei Insekten wenig besagen. Denn einmal kann es nicht befremden, wenn solche intersegmentale Muskeln des einen Segments vom folgenden Segment, dem sie doch auch angehören, innerviert werden, und es braucht deshalb die Halshaut noch lange kein Vorsegment des Prothorax zu bedeuten; dann aber könnten doch wohl die vom Prothorax nach hinten ausgehenden Intersegmentalmuskeln vom Mesothorakalganglion aus innerviert werden; wofür ein Nachweis allerdings noch fehlt.

Da aber KOLBE (1893) allgemein für Orthopteren Reste von Doppelsegmenten annimmt, auch hervorhebt, daß das Vorsegment des Metathorax, zum Mesothorax dorsal einbezogen, vom Flügellansatz verschont sei, daß z. B. bei *Locusta* die Komplementärsegmente des Thorax ventralseitig deutlich würden, und daß nicht nur die Thorakalsegmente, sondern auch die ersten Abdominalsegmente Doppelsegmente seien, insbesondere das erste Abdominalsegment [durch sein Vorsegment mit dem Thorax verwachse, so ist anzunehmen, daß diese Dinge unsern Präsegmentallamellen (*tv*), bzw. den mit der unpaaren Apophyse *ua* versehenen (vgl. besonders Prothorax) epimeralen Sterniten (*est*) bzw. dem metathorakalen Postscutum *III tp* und ersten Abdominalring entsprechen. Daß für die Abdominalsegmente von *Gryllus* nun keine solche Verdoppelung stattfindet, hat sich gezeigt; das dritte Thorakalstigma ist ein abdominales und entspricht dem vollwertigen Bezirk des ersten Abdominalsegments. Für die Präsegmentallamellen und die Epimeralsternite *est* ist auf Grund der Muskulatur die

Auffassung als sekundäre Abgliederungsbezirke vor bzw. hinter dem Segment nach mechanischen Bedürfnissen die nächstliegende; gemäß der Vorsegmenttheorie würde z. B. die metathorakale Präsegmentalspange und die mesothorakale unpaare Apophyse, Stigma usw. einem Vorsegment des Metathorax entsprechen; der Kehlhautbezirk würde ein Vorsegmentsternit des Prothorax sein.

Der Gang vorliegender Untersuchung ergab von selbst die Auffassung einer sekundären Vierteiligkeit der Segmente.

Es ließe sich noch ausführlicher durch einen indirekten Beweis gleichfalls nachweisen, daß es bei Anerkennung der Vorsegmenttheorie bezüglich der intersegmentalen Dorsoventralmuskeln zu Widersprüchen kommen muß; hierzu sei bemerkt: Der Nachweis, daß alle beschriebenen *ism* einander homolog sind, dürfte sichergestellt sein. Der zum Prothorax ziehende *Oism* und die *IIIism* und *Icism* im einfachen Verhalten zeigenden Segmenten verhalten sich am oberen wie unteren Anheftungspunkte untereinander gleich, wenn man das für den Kehlbezirk, S. 493 f. u. Anmerkung 7, Gesagte beachtet.

Für die *Iism* und *IIism* ergibt sich im dorsalen Anheftungspunkte ein jenen gleiches Verhalten, da die präsegmentalen dorsalen Abgliederungen zweifellos sekundärer Natur sind.

Wären nun die ventralen, auf die unpaare Apophyse *ua* bezogenen epimeralen Sternite des Pro- und Mesothorax Vorsegmente, so gäbe es in den *Iism* und *IIism* doppelt intersegmentale Dorsoventralmuskeln, was nicht annehmbar ist.

Ferner müßte auf Grund der Vorsegmenttheorie die Existenz eines *IvIm₇* verlangt werden. Daß der *IvIm₇* (108) eine Neubildung entsprechend der Beweglichkeit der verbundenen Bezirke ist, wurde uns im Sinne der sekundären Neubildung des epimeralen Sternits verständlich (vgl. S. 439). Die Apodem- und Apophysenmuskulatur *zm* ist, wie gezeigt wurde (vgl. *zm* S. 418, 431), eine Vorbedingung für die Verwachsung der beiden Skelettteile *pa* und *lp*; dasselbe Prinzip wird für die schließliche Verwachsung der Thorakalsegmente bei höheren Insekten hinsichtlich der intersegmentalen Muskulatur wahrscheinlich; vgl. hierzu *III dIm₃₊₄* (39, 40) für die Verwachsung des ersten Abdominalsegments. Da nun auf Grund der Vorsegmenttheorie hier im Bereiche der unpaaren Apophyse (*ua*) des Mesothorax, als einem Vorsegment des Metathorax, eine sekundäre Verwachsung primär beweglicher Bezirke vorliegen müßte, so muß der Mangel des *IvIm₇* auffallen.

Zeigt es sich nun, daß es auf Grund anatomischer Tatsachen

unmöglich ist, der Vorsegmenttheorie für die Hausgrille beizustimmen, so ist es wohl gestattet, dies Resultat auf alle übrigen Geradflügler anzuwenden, da z. B. *Locusta Gryllus* nahesteht; es fragt sich nur noch, ob die Gründe der morphologisch-phylogenetischen Spekulation KOLBES und anderer Autoren gewichtig genug sind, dieser unsrer voraussetzungslosen Anschauung Zwang anzutun:

Bezüglich der auf Larven von Raphidien, Carabiden, Elateriden und Lampyriden gestützten Beweise (KOLBE) sind in Anbetracht der Auffassung der holometabolen Insektenlarven als sekundäre Abänderungen Zweifel zu erheben, trotzdem daß BRAUERS Betrachtungen für wenige Insektenlarven Anklänge an ältere, primäre Formerscheinungen nachweisen und die Malacodermata imaginal sowie in den Larvenformen ältere Zustände verraten; es muß für alle diese Tiere zunächst eine eingehende morphologische Untersuchung verlangt werden; auch kann die Abbildung KOLBES (Fig. 51) in unserm Sinne gedeutet werden. Selbst die bei aller einfachen Organisation dennoch den Insekten fernstehenden Chilopoden dürfen nicht als phylogenetische Vorstufe in diesem Sinne aufgefaßt werden. In Anbetracht der Veränderungen, denen die besprochenen Bezirke selbst bei *Gryllus* je nach mechanischen Gesichtspunkten unterliegen (vgl. Thorakal- und Abdominalpleuren), ist es, wie bereits oben (vgl. S. 493 f.) ausgeführt wurde, höchst gewagt, bei Myriopoden von Pleuriten im Sinne der Insektenpleuren zu reden und auf letztere sogar in Einzelheiten Bezug zu nehmen; auch müßten die Myriopoden gleichfalls noch näher untersucht werden. Die morphologisch-spekulativen Gründe sind zu hypothetisch, um eine andre Auffassung als die gegebene physiologische für *Gryllus* zuzulassen.

Die Vergleiche BÖRNERs setzen die Richtigkeit der Vorsegmenttheorie voraus; es zeigt sich hier, daß VERHOEFFs abgeschnürte prothorakale Seitenteile und die beiden vor dem Prothorax der Schaben befindlichen Plattenpaare *vst 1* und *lst 1* (vgl. BÖRNER, Fig. 5) den gleichen Platz einnehmen wie die Kehlplatten bei *Gryllus*, und es handelt sich nur noch darum, ob sie Vorplatten des Prothorax oder Nachplatten des diesem vorhergehenden Segments seien. Die Angaben BÖRNERs über den Entwicklungszustand des ventralen Prothorax geben eine ähnliche Anschauung wie bei *Gryllus*. Da die Plattenverteilung im Imago der Schaben eine größere ist, als bei *Gryllus*, ist es wohl gestattet, den Vergleich beider Tiere an dem einfacheren

Larvenstadium der Blattiden (BÖRNER, Fig. 5, vgl. mit 6) vorzunehmen, da sich dort gute Übereinstimmung ergibt:

Platte *st1* = (BÖRNER) Prosternum der Schaben und Grillen.

Platte *est1'''* (*est1'a* + *est1'b*) = vorderes Schnüerstück von *st1* (Coxopleura, VERHOEFF) = BÖRNER'S Coxosternum der Schaben, ein Name, der für den Seitenteil bzw. -fortsatz der Sternite *est* bei *Gryllus* sehr zutreffend ist; anscheinend = episternum COMSTOCK.

Platte *est2'''* = hinteres Schnüerstück von *st1* = Trochantin bei Schaben, BÖRNER, COMSTOCK = Präcoxalplatte der Grille.

Platte *est1'a'* = Anapleure VERHOEFFS = echte Pleure, BÖRNER = epimeron (*em*) COMSTOCK = *pl2* bei der Grille, im Prothorax nicht zu finden, entsprechend der pleuralen Reduktion wohl fehlend.

Die prothorakalen »Vorplatten« *rst1* und *lst1* (vgl. mit *a* und *i* bei *Gryllus*, Textfig. 7) sind also mit Recht vom Prothorax vorerst ausgeschlossen, und es ist auch von BÖRNER — nehmen wir die Vorsegmenttheorie einmal weg — kein direkter Beweis erbracht worden, daß die Platten »Schnüerstücke« seien. Auch die Untersuchungen an *Dytiscus* und Dermapteren sind bei dem Mangel an Muskulaturbefunden und bei der aprioristischen Voraussetzung der Vorsegmenttheorie nicht direkt beweisend. Die etwa anzunehmende Vorspanne des zweiten abdominalen Segments bei *Gryllus* ist in diesem Sinne bedeutungslos (16).

i. Die Frage nach der Lage der Stigmen

ist wiederum verschieden beurteilt (anknüpfend an S. 284 im I. Teil). Das auf die Anatomie von *Gryllus domesticus*-Imago gestützte Urteil zwingt zur Annahme, daß das taschenförmige Stigma im Prothorax und das schlitzartige im Mesothorax dem epimeralen Bezirk des betreffenden Segments angehören und an dessen Hinterrande liegen, und daß das scheinbar metathorakale ein abdominales ist; es würde alsdann das metathorakale wirklich ausgefallen sein — was nicht unverständlich wäre — und die Kontroverse, ob das »mikrothorakale« im Tentorium enthalten sei, offen bleiben. Entscheidend für *Gryllus* ist das Verhalten des Intersegmentalfaltenmuskels *ifm* (101) im Zusammenhange mit der Unmöglichkeit, die Vorsegmenttheorie durchzuführen (anzuknüpfen an den Schluß von Abschnitt f S. 492). Auch sei auf das Verhalten des *IIIpm7* (54) vgl. mit dem *IIpm7* (85) hingewiesen: Stellt es sich, falls *pm6* ein pleural verlagelter, echter *dm* (vgl. S. 490) ist, heraus, daß *pm7* ein tergalpleuraler, epimeraler Flankenmuskel ist (vgl. bei der morphologischen

Betrachtung der Pleuralmuskulatur), dann wird seine untere Insertion, wenn auch nicht beweisend, so doch vielleicht bedeutsam für eine benachbarte Lage des Stigma; es zeigt nämlich dann der Mesothorax die Verlagerung des von den Pleuren verdrängten Stigma ventralwärts und der Metathorax einen dem abdominalen Verhalten ähnlichen Zustand und Hinweis auf ein hochgelegenes, aber untergegangenes Stigma. Überall im Thorax würde alsdann eine im Vergleich zum Abdomen ausgiebige Reduktion des hinter dem Stigma befindlichen Teiles der Flankenhaut erfolgt sein.

Diese sehr hypothetische Vermutung soll indes nur die Ansicht befürworten, daß das Stigma bzw. der Tracheenast in einem gewissen Entwicklungsstadium noch rudimentär (mikrotechnisch) aufgefunden werden könnte und ein von PALMÉN (1877) für andre Stigmenäste beschriebenes Verhalten zeigt.

Die mehr auf äußerliche Vergleiche und Skelettbeschreibungen gegründeten Annahmen der Autoren — ausgenommen PALMÉN — entbehren einer genügenden Unterlage. Die auf das Vorsegment gestützten Hypothesen der Stigmenverlagerung nach vorn, KOLBES, BÖRNERs, würden mit der Vorsegmenttheorie hinfällig werden, zudem hat die »arthroide Einschnürung« (BÖRNER, Anm. S. 293) immerhin einen unsicheren Wert, wie die Beschreibung der metathorakalen-abdominalen Grenze von *Gryllus* z. B. zeigt (vgl. S. 303 f.); es ist also ein solches Verhalten nicht beweiskräftig. Die Folgerung, zu welcher BÖRNER durch die äußere Betrachtung bei *Japyx* gelangt, nämlich konsequenterweise das am Hinterrande des Metathorax befindliche Stigma für ein verlagertes des zweiten Abdominalsegments zu halten, erscheint morphologisch sehr gewagt; es ist mir in Ermangelung genauerer Angaben unmöglich, die Ansicht zu teilen.

Hinsichtlich der neueren Anatomen — die älteren haben die Frage nicht spekulativ behandelt — passen sich die Befunde bei *Gryllus* den Ansichten BRUNNERS (1876), REINHARDS (1865), HAASES (1886), VERHOEFFS an, mit dem Unterschied, daß HAASE das erste abdominale Stigma dem Metathorax zurechnet. Die Angaben (vgl. auch Figuren) BRAUERS hingegen zwingen jedoch, vorläufig die Frage noch für unentschieden zu halten: BRAUER nämlich, ohne die Stütze der Vorsegmenttheorie, schließt sich der Ansicht PALMÉN's an und hält das »scheinbar« mesothorakale für ein echtes metathorakales Stigma. Es sei jedoch darauf hingewiesen, daß bei Dipteren und Hymenopteren gerade pleural sich unbestimmte Segmentgrenzen zwischen den verwachsenen Segmenten ergeben, deren genaue Festlegung noch ergänzend

entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen vorbehalten sein dürfte. PAUL MAYER (1876) läßt die Frage offen — es gab damals noch keine Vorsegmenttheorie — und weist nur auf das regelmäßige Verhalten embryonaler Anlage hin und empfiehlt mit Recht, bei Homologisierungsversuchen der phylogenetisch und ontogenetisch »alten« Stigmen, in Anbetracht der Verschiebungen, mit Vorsicht vorzugehen. PALMÉN endlich, anscheinend der Begründer der Ansicht, daß das Stigma am Vorderrande des betreffenden Segments liegt — vgl. hierzu BRAUERS interessante Erörterungen (S. 225) —, faßt seine diesbezüglichen Untersuchungen dahin zusammen: »Bei keinem Imago ist bisher ein offenes Prothorakalstigma nachgewiesen; genetisch begründet und vorhanden, geht es in der Metamorphose verloren (Dipteren), zumal bei den holopneustischen Formen«. Da mir nur die Untersuchungen an *Gryllus* zu Gebote stehen, darf ich die Richtigkeit der umfassenden Untersuchungen PALMÉNS nicht anzweifeln. Doch sei auf folgende Tatsachen hingewiesen: Die von PALMÉN angenommene Zählung beruht auf der oft am Vorderrande des Segments (vgl. *Hydropsyche*) gelegenen, vielleicht aber dahin verschobenen (17), Stigmenlage; ein prothorakales Stigmenpaar wird erwähnt bei propneustischen und amphipneustischen Dipteren. Die Verfolgung der Umwandlungen der Stigmen aber sind bei den durchgreifenden, zum Imago führenden Änderungen schwierig und nach PALMÉNS eignen Angaben noch erneuten Untersuchungen zu unterziehen. Bei den zum Studium geeigneteren Mückenlarven ist der einzige Fall etwaiger Propneustie in Zweifel gezogen; es ist nirgends veranschaulicht, wie, in welcher Weise, ein vorhandenes Prothorakalstigma zugrunde geht. Prothorakales Stigma und die zwei andern thorakalen schließen sich gegenseitig aus; es müßten doch Zustände beschrieben sein, aus denen das Nebeneinander aller drei Stigmen zu erschen wäre; ein prothorakales Stigma der stets holopneustischen hemimetabolen und ametabolen wird nicht erwähnt; es scheint denn — dies würde einen großen Gegensatz zu den Larvenformen der holometabolen bedeuten — im Tentorium enthalten (18). Für die Teilnahme prothorakaler Anteile an der Bildung des Tentorium gibt *Gryllus* keine Anhaltspunkte; viel eher könnte eine Stigmenanlage des zweiten Maxillensegments in die Tentoriumbildung aufgegangen sein (17) (vgl. S. 452 f.); es müßte schon der Unterstützung der Vorsegmenttheorie bedürfen, wenn man die Homologie des Tentorium mit dem Prothorakaltracheenast wahrscheinlich machen will; die Beschreibung eines tatsächlich am Vorderrande des Prothorakalsegments gelegenen Stigma ist mir nicht bekannt.

Unter Berücksichtigung aller dieser Tatsachen ist die Frage nach dem Prothorakalstigma als eine unentschiedene zu bezeichnen.

H. Über die Muskulatur allgemein.

Die mikroskopische Untersuchung besonders gibt zu einigen allgemeineren, die Muskulatur betreffenden Angaben Veranlassung, die ich in diesem Zusammenhang zwar nicht näher verfolgen kann, aber doch erwähnen möchte.

Daß innerhalb einheitlich wirkender Muskeln Teilkomplexe sich absondern, welche äußerlich zu keiner direkten Trennung führen, ist eine auch bei Wirbeltieren bekannte Tatsache und für diese z. B. durch Roux (funktionelle Anpassung, 1883) ausführlicher zur Sprache gebracht. Diese Teilbündel sind zum Teil durch verschieden starke und verschieden gerichtete, mechanische Beanspruchung zu verstehen; es ist, nach den Bildern, welche die Schnitte durch *Gryllus* geben, wahrscheinlich, daß gleiche Gesetze auch hier in Betracht kommen. Insbesondere sind hierzu die ventralen, zumal die lateralen Längsmuskeln von Interesse: Man trifft bei ihnen, falls sie sehr wirksam sind, fast nie auf einheitliche Bündel und es ist an betreffender Stelle gezeigt worden (vgl. S. 412, 432, 448 f., 458), wie sich in dorsalen, wie ventralen, anscheinend einheitlichen Muskeln zwei sich kreuzende Faserzüge sondern, und schließlich auch äußerlich eine Trennung bei gekreuztem Verlaufe vollzogen ist; schöne Beispiele hierfür liefern die vlm_{4+5} , die dIm_{1+2} . Diese Differenzierungsweise ist mechanisch unschwer zu begründen; denn es dürfte eine in zwei gekreuzte Komponenten zerlegte, geradlinige Zugwirkung bei Kontraktion einen höheren Grad intersegmentaler Festigkeit erreichen (19). Ein andres Beispiel für die Zerlegung eines Muskels bietet der zweite Beinmuskel des Prothorax, Ibm_2 (128).

Über die Zerlegung größerer Faserzüge in kleinere, streckenweise absetzende Bündel geben die Flankenmuskeln des Abdomens, der pm_5 im Mesothorax und die bereits (S. 391 f.) betrachteten Längsmuskeln III $vlm_{1,2,3}$ (34, 35) Beispiele. Letztere zeigten die Beziehungen mehrfach intersegmentaler und sich verzweigender Muskulatur zu den segmentweise absetzenden Muskeln; erstere gaben Anschauung, wie die in der Mitte der Flankenhaut ansetzenden Muskeln als sternalpleurale und tergalpleurale von den Dorsoventralmuskeln zur Unterscheidung gelangen. Der fünfte mesothorakale Beinmuskel pm_5 (83) (vgl. Textfigur 3 und Schema-Tabelle II) war ein Beispiel dafür, wie sich der

Muskel gemäß einer dreifachen funktionellen Beanspruchung zerlegt, und seine vordere Partie *e* zeigte das oft beobachtete Prinzip bestätigt, daß sich zur Bewegung eines bestimmten Bezirks nicht nur eine einzige, sondern, wenn möglich, noch eine benachbarte Muskelkategorie außerdem beteiligen kann, in diesem Falle zur Bewegung des Coxosternum also pm_{5r} und ein Dorsoventralmuskel: $dvm_7 + pm_{14}$ (78, 91).

Besondere, bisher bei Arthropoden noch nicht beschriebene Muskeln sind die von der einen symmetrischen Körperhälfte in die andre verlaufenden, von denen der ventrale Quermuskel (*pm*) des Abdomens auf innere Ringmuskulatur zurückzuführen war und der »mikrothorakale« zweite Längsmuskel *Ovlm₂* (134) (vgl. S. 439, 448, 459) nicht genügend zu deuten ist.

Mit der Annahme der primären Einheitlichkeit einer jeden Muskelkategorie ergibt sich die Möglichkeit, auf die Reihenfolge in der Differenzierung der Muskeln, gemäß dem ontogenetischen Alter der Angriffspunkte, einen Rückschluß zu machen (vgl. S. 472, Abschn. G, b). Je nachdem ein Muskel bezüglich der Medianebene auswärts oder einwärts von einem andern liegt und aus dem kreuzweisen Verlauf derselben, ergibt sich eine frühere oder spätere Differenzierungsstufe, die in den oben (S. 474) angegebenen Stufen zum Ausdruck kommen mag; eine Genauigkeit für solche Betrachtungsweise wird nur mit Berücksichtigung der Tracheen und Nerven zu erreichen sein. Jene der Metamorphose zu entnehmende Anschauung ergibt demnach, daß die Zerlegung der Muskulatur primär an der Hüfte und dem Trochanter, sekundär im Tergit erfolgt, wobei nicht ausgeschlossen ist, daß (vgl. Prothorax) eine Sonderung ventral aus mechanischen Gründen auch eine Sonderung dorsal zur Folge haben kann. So kann für gewisse mechanisch nicht mehr bedeutende, »überholte« Muskeln ein primärer und morphologisch bedeutsamer Charakter vermutet werden (*Ovlm₂*, *IIIvlm₁*); so tritt die dorsoventrale Trochanterenmuskulatur, durch den *zm* und den *vlm₂* von der übrigen geschieden (vgl. Textfig. 13), als primär bedeutungsvoll hervor; so sind die distal an der Apophysengabel *pa* ansetzenden Muskeln als von primärer Bedeutung für diese aufzufassen, so z. B. auch die sternale Trochanter-Coxalmuskelgruppe *bm₄* usw. eher, als die der mehr basalwärts entspringenden sternalen Beinmuskeln (vgl. im Metathorax): Eine Wanderung basalwärts erscheint im Zusammenhang mit speziellen Differenzierungen (unpaare Apophyse u. a.) sekundär im Meso- und Prothorax, d. h. in reduzierten Segmenten einzutreten.

Diese Angaben gewinnen an Interesse bei Berücksichtigung des

physiologischen und histologischen Verhaltens, bezüglich dessen nur wenige Angaben gemacht seien:

Was ROUX (S. 400) für die Muskeln der Wirbeltiere feststellte: Daß nämlich »eine normale mittlere Muskelstärke ein gewisses Maß von Funktion erfordert«, natürlich relativ betrachtet, und unter Berücksichtigung »der vererbten Qualitäten« — dürfte auch auf die Muskulatur der Insekten anwendbar sein. Wenn gar nicht oder sehr wenig gebrauchte Muskeln sehr dünn sind, so trifft dies zu für den *oidm* (141, 142), den *vm*₂, *IIdvm*₇, *IIm*₁₄, *IIIvm*₁, die funktionell sämtlich durch »sekundäre«, wirksame Muskulatur ersetzt sind und als Reste frühzeitig angelegter Differenzierung von morphologischem Interesse sind.

Dies trifft vielfach zusammen mit der histologischen Beschaffenheit des Muskels; welche nur nebenbei untersucht worden ist. Die meisten Muskeln sind typische; es sind solche, für welche eine energische Funktion anzunehmen ist. Sie sind leicht an der zarten Eosinfarbe (vgl. S. 278), den hämatoxylinfarbigen, dunklen Kernen, an deutlicher Querstreifung und straffem Faserverlauf zu erkennen. Atypische, fibrilläre Muskeln sind, wie bekannt, schwach oder gar nicht quergestreift und zeigen in den Fibrillenbündeln mehr einzeln hervortretende Fibrillen; sie sind durch intensive Hämatoxylinfarbe bei geringer Annahme von Eosin leicht von den andern zu unterscheiden; es sind folgende:

Der metathorakale dorsale Längsmuskel *IIIIdm*₁ (37, 38), für welchen eine nur sehr geringe mechanische Bedeutung angenommen werden muß;

die zusammengehörigen mesothorakalen Muskeln *IIm*₁₄ und *IIdvm*₇ (91, 78); für den Dorsoventralmuskel, welcher noch Querstreifung zeigt, ist die nicht unwahrscheinliche Bedeutung als Flügelmuskel wohl keine erhebliche;

der mesothorakale siebente Pleuralmuskel *IIm*₇ (85), welcher als reduziert und funktionslos gelten darf;

der Darmmuskel *im* (133) und der Genitalmuskel *gm* (33).

Dem gegenüber machen die räumlich sehr reduzierten, mechanisch jedoch höchst wichtigen Apodem-Apophysenmuskeln *zm* und der *Ipm*₁₁ (124) des Prothorax den Eindruck völlig typischer Muskeln. Eine größere Zahl von Muskeln, welche den Eindruck mechanisch geringerer Beanspruchung machen, nehmen eine Art Mittelstellung zwischen den beiden genannten Muskelsorten ein, was sich im Bau und in der Reaktion auf die Doppelfärbung zeigt; ich

habe nähere histologische Untersuchungen nicht ausführen können, deshalb seien die betreffenden Muskeln nur aufgezählt; sie stehen den typischen Muskelfasern nahe. Es sind:

Die der Atmung dienenden, dünnen Flankenmuskeln und die *vm* des Abdomens, der metathorakale medianpaarige, erste ventrale Längsmuskel *IIIvbm*₁ (34), der laterale, fünfte ventrale Längsmuskel des »Mikrothorax« *Ovbm*_{5a} (138), die nach dorsal-vorn intersegmentalen Rotatoren des Kopfes *Oidrm*_{1,2} (141, 142). Auch scheint es, daß typische, quergestreifte Muskeln in der äußersten Schicht den angeführten atypischen Muskeln ähnliche Fasern ausbilden [vgl. z. B. *IIIpm*₁ und *IIIdm*₁ (48, 42)]. Alle letztgenannten atypischen Muskeln zeichnen sich wahrscheinlich durch erheblich geringere mechanische Beanspruchung aus, als die übrige, vom Willen des Tieres viel unmittelbarer abhängige Bewegungsmuskulatur; und es verbindet sich damit die Anschauung, daß die Ausbildung typischer und atypischer Muskeln mit der Energie der Funktion zusammenhängt.

An den Insertionsstellen an der gut entwickelten Hypodermis (nach meinen Querschnittpräparaten) nehmen die Muskelfasern eine andre Beschaffenheit an, welche man als eine sehnige bezeichnen kann: Der Querschnitt der Fasern wird kleiner und macht, verschwindend, alsbald einem quergeschnitten-netzigen Gewebe Platz. Der Übergang der Muskelfibrillen in die Fadenzellen der Hypodermis ist durch Schwinden der Basalmembran oft unmerklich; nähere Untersuchungen würden vielleicht noch interessante Aufschlüsse ergeben.

I. Allgemeine histologische Bemerkungen.

Hierüber sei noch folgendes angefügt: Auf Schnitten fanden sich im ventralen Abdomen und im Metasternit eigentümliche großkernige Zellen, deren Plasma den Muskelfasern ähnliche Färbungen annimmt; Zellen, welche, dicht vom Fettkörper umlagert, in diesem eingeschlossen sind. Im Metasternum befinden sich auch unbestimmte, sehr feine, von Hypodermis zu Hypodermis ziehende Fasern und zwar in den Randlappen des Metasternum; diese Dinge bedürfen einer Untersuchung, welche feststellen wird, ob wir es hier mit muskelähnlichen Elementen zu tun haben. Gleichfalls eigentümliche, große drüsenartige Zellen lagern in der Hypodermis in verschiedenen Größen, hinter dem Mesoscutellum (*t*), in der Übergangshaut vom Mesonotum zum Pronotum, daselbst auch im Halsschildseitenlappen. Leider kann ich zurzeit diesen Einzelheiten nicht nachgehen.

Blutkörperchen konnten jenseits der Basalmembran in den Inter-

cellularen der Hypodermis festgestellt werden (vgl. KRÜGER [1898] bei Coleopteren S. 46 f.). Die Hypodermis dürfte an soeben gehäuteten Tieren ein dankbares Studienobjekt sein: Sie zeigt sich überall im Zusammenhang mit der Cuticula in sehr verschiedenen mächtigen Lagen und von abweichendem Aussehen. Sie begleitet alle Chitinsehnern als dünne, platte Zellschicht in deren äußerste, tief im Muskel verborgene, feine Endspitze, die Tracheen als sehr dünne Lage, alle Gelenkfalten, Chitinsporne und ist im Metanotum z. B. im Innern des seitlichen Tergalhebels (*th*) zu sehen. Sehr dicke, vacuolenlose Lagen von Zellen sind unter den Tergalgelenkplatten, z. B. der mittleren (α_2), anzutreffen; besonders dicke Hypodermis kleidet die innere Lade der zweiten Maxille aus. Interessante Hypodermisbildungen fanden sich am Sehnenplättchen ch_1 , gegen das Präscutum hin. Sehr vacuolisiert ist die Hypodermis in häutigen Bezirken, z. B. im Flügel und in Umbiegungs- und Faltungsbezirken, z. B. an den Rändern des Sternits, an Stellen der Beininsertion, in den weichen Hautpolstern vor den Gelenken der Flügel; dünne, platte Lagen sind wiederum an dünnen Chitinbezirken, z. B. den Tergiten zu finden. Leider kann ich auch diesen Untersuchungen an den ausgezeichneten Bildern, welche die Schnittpräparate gaben, vorläufig nicht nachgehen.

K. Über das Verhältnis der Muskulatur zum Skelett

seien einige Ergänzungen zu KLEUKERS Beobachtungen gemacht.

Daß es überall, wo ein Muskel in einem häutigen Bezirk wirksam ansetzt, zur Bildung von Chitinplättchen ohne weiteres kommt, zeigt die abdominale Flankenmuskulatur in verständlicher Weise, desgleichen die tergalpleuralen Muskeln pm_{11} (58, 88), welche zur Chitinisierung faltiger Einstülpungen (ch_1) veranlassen, der Intersegmentalfaltenmuskel des Prothorax Idm_{1a} (109) und der $Orlm_3$ (135); solche Plättchen sind physiologisch erklärliche Reaktionen ohne größeres morphologisches Interesse, für welche ein Beispiel vergrößerten Maßstabes in den Kehlplatten 1 (α) und 2 (i), den epimeralen Gelenkplatten p_1 und p_2 und in der Parasternalplatte (pst) des zweiten Abdominalsegments enthalten sein dürfte; wobei es nicht einmal nötig ist, die letztere als sogenanntes »Schnürstück« aufzufassen, d. h. als ehemals einheitlich mit dem Sternit verbunden.

Allgemein fällt es auf, daß die in parallelen, senkrechten Faserzügen an der Chitinbedeckung, z. B. dem Tergit angehefteten Muskeln die ebene Fläche des Chitinstückes nicht verändern, sofern der betreffende Ansatz ein Punctum mobile ist — wie z. B. im Präscutum

die Dorsoventralmuskeln — und sofern, wie im Prothorax, der Ansatzbezirk eine anderweitige Stütze, also z. B. durch die Pleurallamelle, erfährt; — daß solche Muskeln jedoch eine erhabene Wölbung des Tergits bedingen, falls ihr dorsaler Ansatz ein *Punctum fixum* bedeutet, z. B. bei den dorsoventralen ausschließlichen Beinmuskeln *III dvm₁*, *III dvm₃* (42, 44), *II dvm₂* (75), *II dvm₅* (76); dies erreicht durch einseitige Ausbildung seinen Höhepunkt in der starken Wölbung der Kopfkapsel auf Grund der Mandibelmuskeln. Nach dem Satze v. LENDENFELDS (1881, S. 344) über die Wirkungsstärke senkrecht ansetzender Fasern ist es verständlich, daß durch die Konstruktion eines nach Art moderner Brückenbogen in sich gestützten Gewölbes (Querschnitt) die obere Kraftwirkung der Muskeln aufgehoben und auf den unteren Angriffspunkt übertragen wird, während für den Teilmuskel *dvm₆* (47, 77) das *Punctum mobile* aus demselben Grunde, wie er bei der morphologischen Betrachtung des Metathorax wahrscheinlich gemacht ist (vgl. S. 395), dorsal liegt. Es fällt dabei immerhin auf, daß die letzterem Muskel angehörige, lange Sehne nicht zweckmäßiger dem eigentlichen Beinmuskel angehört, und man kommt, falls man aus dem Bestande einer solchen Sehne auf ein hohes ontogenetisches Alter des betreffenden Muskels schließen dürfte, zu der Anschauung, es möchte *II*, *III dvm₁* eine sekundäre Abspaltung von *II*, *III dvm₆* [vgl. Abschnitt G. b. Mech. d. Beine] bedeuten. Die chitinenen Leisten und Ränder erscheinen nunmehr zum Teil gerade durch solche Wölbungen bedingt und sind als Folgeerscheinungen zunächst solcher mechanischer Wirkungen und nicht als dem Bedürfnis eines etwa an ihnen direkt erfolgenden Muskelansatzes entsprungen anzusehen. Dies zeigt besonders schön das Metanotum, während im Mesonotum als sekundär aufzufassende Verlagerungen der Dorsoventralmuskeln stattfanden; die Verkleinerung des tergalen Bezirks führte hier zum teilweisen Ansatz des *II dvm₁* an einer Faltenleiste, und in der durch benachbarte Falten ohnehin gefestigten Chitindecke sind die Wölbungen daher weniger hoch, als im Metanotum. Abgesehen davon, daß die Falten und Leisten solche Ansatzfelder stützen und umgrenzen, dienen sie gleichwohl, wie auch KLEUKER angibt, dem direkten Ansätze von Muskeln, es sind dies im Tergit z. B. jedoch nur Längsmuskeln. (Vgl. hierzu die Taf. XV u. XVI.)

Die Bildung von Spornen, Nackensporn (Textfig. 1, 2, I. Teil) und Phragmen (*ph*) zeigt sich in bestimmtem Zusammenhang mit der dorsalen Längsmuskulatur. Eine Übersicht über die drei paarigen Sternalapophysen macht deren Zusammenhang mit Muskelzugwirkungen der *bm*

verständlich; insbesondere ergibt sich hierfür in *zm* die Anschauung eines ursächlichen Zusammenhanges mit der Apophysen- (*pa*) und Apodembildung; und das Endresultat der Verwachsung beider im Prothorax zeigt, daß derartige endoskelettale Verwachsungen, auf Muskeln zurückgeführt, verständlich sind; ob sich ein solcher Entwicklungsgang für das Tentorium erkennen läßt, ist sehr zu bezweifeln. In ähnlicher Weise wird die Verwachsung der Pleurallamelle *lp* mit dem Pronotum vollzogen, und es erscheint die Wachstumsrichtung endoskelettaler Gebilde durch einen Muskel bestimmt. — Im sternalen Bezirk sind die Faltungen des Hüftlandes, die Präcoxalplatte *cp* (Trochantin) auf direkte Muskelwirkungen zurückzuführen. Ferner die den kräftigen und, wenn man sagen darf, »primären« Muskeln eignen, langen Chitinsehn, desgleichen die müthenförmigen Chitinsehnplättchen (*ch*₁) im Tergit, für *pm*₁₁ (58, 88) und besonders schön für *IIpm*₁₂ (89); für erstere bedarf es nach Hinweis auf die Muskeln *dvm*₂, *dvm*₆, *pm*₄, *pm*₆ u. a. (vgl. Tabelle S. 456) keiner näheren Erläuterung mehr. Allein aus dem Schutze des Nervensystems verständliche Endoskelettbildungen sind bei *Gryllus* im Thorax nicht angetroffen worden (20).

L. Über die durch die Muskulatur hervorgerufene Zeichnung und Färbung

auf der als Grundfarbe anzunehmenden, strohgelben bis bräunlichen, hellen Färbung bzw. »Nichtfärbung des Chitins (vgl. die hierin inkonsequente Beschreibung Tümpels und die Veränderungen in der Zeichnung während der Metamorphose) vermag ich in Ermangelung spezieller Untersuchungen nur wenige Angaben zu machen, welche befürworten, daß eine dunkelbraune Färbung des hellen, durchscheinenden Chitins zweifellos mit Muskeln und endoskelettalen Verwachsungen (z. B. im Prothorax) in Zusammenhang gebracht werden darf, daß sie jedoch auch an vielen, durch ihre solidere Beschaffenheit gekennzeichneten Stellen ohne jenen Zusammenhang scharf begrenzt auftreten kann, z. B. im Postscutum des Metathorax. In andern Fällen wiederum unterbleibt sie an den Ansatzstellen der bedeutendsten Muskeln, z. B. der dorsoventralen. So ist z. B. der typische mediane Doppellängsstreifen der thorakalen Tergite (besonders schön in den Larvenzuständen) kaum mit der Muskulatur des Imago in Verbindung zu bringen, ebensowenig wie die den Pleuren in der Nähe der Leiste (*lp*) eigentümliche Dunkelfärbung; auch die der abdominalen Spangen darf nicht auf diese Weise erklärt werden, obwohl sie, ganz

entsprechend der dorsalen Längsmuskulatur, seitlich verstärkt ist. Dagegen könnten die Flecken in der abdominalen Flankenhaut und im Pronotum einmal die den Ansatzstellen der Pleurallamelle samt Muskulatur, sodann die dem sechsten Pleuralmuskel (*Ipm*₆) ebendort entsprechenden, unbestimmt umgrenzten Flecken, welche innerhalb der Species variieren, wohl auf Muskeln zurückgeführt werden; sie unterscheiden sich jedoch sehr von den scharfen Binden, die z. B. in den Nymphenstadien hervortreten, und von denen des Kopfes und Halsschildseitenlappens. Vielleicht liefert die Untersuchung der Metamorphose (vgl. Bemerkung S. 269, der »Vorbemerkungen«) Ergänzungen zu dieser Frage (vgl. KOLBE S. 95) (23).

Weitere, durch vorliegende Untersuchungen angeregte Fragen sind die nach der durch die Hypodermis vermittelten Insertionsweise von Muskulatur am Skelett; weiter die des »sehnigen« Ansatzes; außerdem Versuche, welche die Reaktion der Hypodermis bei Chitinverletzungen zum Gegenstande haben und der Pathologie angehören. Diesen histologischen Untersuchungen kann hier nicht nachgegangen werden.

M. Stellung von *Gryllus domesticus* innerhalb der Orthoptera genuina.

Nach Kenntnisnahme der Muskulatur und ihrer Beziehungen zum Skelett bleibt nun noch die Aufgabe des Vergleichs dieser Befunde mit den bei den Orthoptera genuina überhaupt bekannten Tatsachen; die Angaben BURMEISTERS, betreffend das Skelett und LUKS' über die Muskulatur von *Locusta*, sowie AMANS' über Skelett und Muskulatur im Meso- und Metathorax einer *Locusta spec.* (als Typus für Acridier, Locustiden, Blattiden, *Mantis*) sind schon an betr. Stelle verglichen.

Im Vergleich mit der von LUKS beschriebenen *Locusta viridissima* ergibt sich für *Gryllus domesticus* anscheinend eine größere Komplikation der Muskulatur im einzelnen, obwohl ein flüchtiger Anblick der Locustiden eine auffallende Ähnlichkeit mit den Grylliden auch in Einzelheiten des Skeletts, z. B. den Kehlplatten, zeigt. Indes ist das Flügelgelenk der von AMANS untersuchten Locustide (vgl. die Zusammenfassung des Skeletts, S. 345) vereinfacht. Unter manchen dementsprechenden Abweichungen von *Gryllus* zeigt die Muskulatur der Locustiden nach AMANS immerhin eine größere Komplikation, als sie von LUKS beschrieben ist.

Im Hinblick auf *Gryllus domesticus* erscheint es nicht richtig, die Muskulaturbefunde des Mesothorax ohne weiteres auf den Metathorax anzuwenden.

AMANS hebt indes die Übereinstimmung der Muskulatur der beiden flügeltragenden Segmente (1885, S. 66) ausdrücklich hervor, was in Anbetracht der — von *Gryllus* (vgl. S. 345) abweichenden — Vereinfachung auch im Hinterflügel der *Locusta* verständlich ist.

Unser Vergleich bezieht sich also zunächst auf den **Mesothorax** beider Tiere.

Die dorsalen Längsmuskeln stimmen nur in den Hauptzügen überein. Auch die Veränderungen des dorsolateralen Muskels der *Locusta* (vgl. bei *Gryllus* d_{lm_3+4}) hängen mit der verstärkten Flugfunktion zusammen (vgl. bei der Mechanik, S. 663, 670).

Die Dorsoventralmuskeln von *Gryllus*, bzw. die *muscles sternali-dorsaux* (AMANS) der *Locusta* zeigen drei einander homologe Gruppen:

- 1) Die Gruppe des vorderen Dorsoventralmuskels $d_{vm_{1+6}}$ (74 u. 77) erscheint nach AMANS einheitlich, was mit der geringeren tergalen Regioneneinteilung bei *Locusta* in Zusammenhang gebracht werden könnte und mit der verstärkten Wirkung des $II d_{vm_7}$.
- 2) Der bei *Gryllus* einheitliche $II d_{vm_2}$ (75) zeigt bei *Locusta* noch zwei weitere, zugehörige Begleiter, was ja für den Metathorax von *Gryllus* gleichfalls zutrif. Geht man von den Verhältnissen im Metathorax aus, so ist es bei der Wichtigkeit der Vorderflügel der *Locusta* für den Flug, im Gegensatz zu der Rückbildung bei *Gryllus*, sehr verständlich, daß die Muskulatur im Mesothorax der *Locusta* nicht vereinfachten Zustand aufweist. Daß bei *Locusta* eine Sonderung der Muskeln am coxalen Ansatz stattfand — vgl. dann den 5° der *muscles sternali-dorsaux* mit $I d_{vm_7}$ bei *Gryllus* —, ist aus den Angaben AMANS' nicht zu ersehen.
- 3) Der $II d_{vm_7}$ (78) ist bei *Locusta* gut ausgebildet.

Ein dem $II d_{vm_3}$ (76) entsprechender Trochanterenflugmuskel ist für *Locusta* nicht beschrieben!

Die von AMANS wie bei *Gryllus* von den Dorsoventralmuskeln genau getrennt gehaltene und als *muscles axillaires*, Axillarmuskeln, bezeichnete Flankenmuskulatur (nebst den dorsoventralen Anteilen) ist bei *Locusta* gleichfalls in eine vordere, d. h. episternale und eine hintere, d. h. epimerale, unterschieden, unter welchen die tergalpleuralen als dorso-axillaires wiederum zu sondern sind.

Die fünf von AMANS beschriebenen Muskeln sind bei *Gryllus* leicht festzustellen:

- 1) Die Größe des 1° der *muscles axillaires ant.*, welche die des homologen *Iipm*₁₄ von *Gryllus* (91) bedeutend übertrifft, hängt mit der zunehmenden Bedeutung dieses Muskels für den Flug zusammen, entsprechend dem 2° der sternaldorsalen (AMANS).
- 2) Dem *Iipm*₁₊₂ (79, 80) bei *Gryllus* entspricht der bei *Locusta* einheitliche 2° der *axillaires antérieurs*, gleichfalls als Flugmuskel.
- 3) Der kleine 3° der *axillaires antérieurs*, der *antédorso-axillaire*, entspricht wohl dem *Iipm*₁₀ (87) (wohl nicht dem *Iipm*₁₁) und zeigt, daß die Präsegmentallamelle *tv* bei *Locusta* nicht ausgebildet ist.
- 4) Der vordere Epimeralmuskel *Iipm*₆ (84) und
- 5) der tergalpleurale Analgelenkmuskel *Iipm*₁₂ (89) sind bei beiden in gleicher Weise ausgebildet.

Es fehlen demnach bei *Locusta* fünf von den für *Gryllus* beschriebenen, als Flugmuskeln dienenden Flankenmuskeln:

Ein dem *Iipm*₃ (81) entsprechender Trochanterenflugmuskel ist auch hier (vgl. *dm*₅) nicht beschrieben. Das Fehlen des *Iipm*₉ (86) scheint nicht verständlich.

Verständlich wird das Fehlen des schon bei *Gryllus* rückgebildeten *Iipm*₇ (85) aus der, wie bei *Gryllus domesticus* vorhandenen Rückbildung des Analfächers *fl*₂ im Vorderflügel; das Fehlen der *Iipm*₁₁ (88) (vgl. *pm*₁₀) durch Vereinfachung des episternal-dorsalen Bezirks; ferner des ganz speziellen *Iipm*₁₃ (90).

Es ist demnach die mesothorakale Flugmuskulatur von *Locusta* gegenüber der von *Gryllus* erheblich vereinfacht, was mit der Einschränkung der präsegmentalen und präscutalen Region, sowie mit dem, bei *Gryllus* nur im Elytron angebahnten Wege der Rückbildung des Analfächers zusammenhängt.

Während aber bei *Gryllus* die mesothorakale Muskulatur, die des zum Fluge viel weniger befähigten Deckflügels, von der metathorakalen abweicht, stimmt sie, flugphysiologisch wichtig, bei *Locusta* (AMANS) mit der metathorakalen überein; sie läßt sich bei *Locusta* z. Teil viel eher mit der im Metathorax von *Gryllus*, als mit dessen mesothorakaler vergleichen. Auch für die Flügelmuskulatur ist die *Causa efficiens* auf beiden Wegen die Vereinfachung und Verstärkung der Mechanik, welche zeigt, wie an die Stelle einer Mehrzahl schwacher, eine Minderzahl starker Muskeln tritt und besonders, wie ein großer Teil der erforderlichen Kraftaufgaben den bei *Locusta* nunmehr mächtig ausgebildeten

*dvm*₇ und *pm*₁₄ zufällt: Muskeln, die von der Beinbewegung völlig unabhängig sind, während die bei *Gryllus* wichtige Trochanterenflugmuskulatur auffälligerweise zu fehlen scheint.

GRABER gibt einen auch für *Gryllus* gültigen schematischen Durchschnitt (Fig. 62), auf welchem der Gegensatz zwischen der sternalpleuralen Beinmuskulatur *shm* und der Dorsoventralmuskulatur hervortritt. Von letzterer sind die beiden Flügelmuskeln als Heber *he* bzw. Senker *se* bezeichnet, was in dem Falle nicht mit *Gryllus* übereinstimmt, wenn sich die Darstellung, wie ich vermute, auf den episternalen Bezirk bezieht; dort sind es ja bei *Gryllus* beides Flügelheber. Bezüglich der Benennung der Beinmuskulatur gilt das betreffs LUKS Gesagte (vgl. S. 360). Außerdem vgl. die Fig. 63 bei GRABER über *Locusta viridissima*.

Über die Bauchmuskulatur der Acridier macht GRABER Angaben (vgl. Fig. 68, 69): Es sind Längs- und Quermuskeln (letztere *pm* bei *Gryllus*); von einer Durchkreuzung der Längsmuskeln durch die Quermuskeln ist bei *Gryllus* nichts zu bemerken. Durch die von GRABER beschriebenen endoskelettalen Gabelfortsätze der Abdominalsternite und die dorsale und ventrale »Zwerchfell«bildung der Acridier — letztere ventral mit den *rm* bei *Gryllus* vergleichbar — ergeben sich wichtige Unterschiede von *Gryllus domesticus* (21).

Die ausgesprochenenmaßen nur allgemein gehaltenen Angaben CHABRIERS über *Acridium* geben ein Beispiel für die Genauigkeit der Untersuchungen der älteren Anatomen. Abgesehen von den speziellen Abweichungen, welche für die Acridier charakteristisch sind (vgl. GRABER), sind die für *Gryllus* festgestellten allgemeinen Tatsachen erkennbar, und weisen damit auf jene von AMANS für die Orthoptera verallgemeinerten Grundzüge der Organisation hin. Die gleichfalls muskulös verbundenen, ventral jedoch verwachsenen, dorsal noch getrennt unabhängigen (vgl. getrennte Flügelmechanik) Segmente besitzen, wie bei *Locusta*, die der Pleuralleiste (*lp*, *Gryllus*) entsprechenden Flügelstützen nebst Pleuralgelenk (*pk*); das Apodem ist mit dem »Entosternum« der Apophysen (*pa* und *ua*) verbunden. Mit Übergang der hier nicht in Betracht zu ziehenden, veralteten Terminologie des Skeletts, seien bezüglich der Muskulatur folgende Homologien als wahrscheinlich hervorgehoben: Die *Muscles sternali-dorsaux* (CHABRIERS, AMANS') als *releveurs des ailes*, 4—5 Muskeln, von denen einige auch als Beinmuskeln dienen, entsprechen den 6—7 Dorsoventralmuskeln (*dvm*) bei *Gryllus*.

Die außerdem flügelbewegenden, vorderen und hinteren *muscles*

pectoral-axillaires bei *Acridium* (AMANS' große Axillarmuskeln) entsprechen den scheinbaren Pleuralmuskeln ($pm_{1, 2, 3, 6}$) von *Gryllus* und zwar episternal — gleichfalls als Heber — und epimeral unterschieden; bei beiden ist die episternale Seitenmuskulatur Flügelheber, $pm_{1, 2, 3}$, (vgl. hierzu den Gegensatz von LUKS und GRABER). Die epimerale Muskulatur ist bei *Acridium* anscheinend schwächer.

Weitere kleine Flügelmuskeln derselben Gattung entsprechen wohl den tergalpleuralen bei *Gryllus*. Ergänzungen über CHABRIER siehe bei der Mechanik III. Teil, II, S. 684.

Allgemeine Schlußfolgerungen betreffend Skelett (I. Teil) und Muskulatur (II. Teil).

Die Organisation der untersuchten Segmente von *Gryllus domesticus*, abgesehen von den speziellen, im Prothorax mit der Mechanik der Vorderbeine zusammenhängenden Änderungen, weist demnach diesem Tiere innerhalb der Orthoptera genuina eine für die morphologische Anschauung wichtige und grundlegende Stellung an wegen der noch nicht vereinfachten Vielfältigkeit der Gestaltungsverhältnisse. Bei der systematischen Stellung der Orthopteren überhaupt wird damit besonders für *Gryllus* dessen Bedeutung als allgemeine Vergleichsbasis für die Insekten nicht zu unterschätzen sein, da ja schon bei Acridiern und Locustiden in bestimmter, vereinfachender Weise vorgeschrittene Änderungen in der, wenn man will, vervollkommenen Organisation eingetreten sind.

Die Zahl der Segmente (vgl. S. 281, I. Teil und Anm.) ist 20:

6 Kopfsegmente,

3 Thoraxsegmente,

11 Hinterleibssegmente.

Eine Verwachsung der Segmente ist nur unter dem Einflusse der Hinterflügel zwischen dem Metathorax und dem ersten Abdominalsegmente eingetreten, und auch diese nicht völlig. Es ist zu vermuten, daß die Beweglichkeit des Postscutum nach vorn hin, zugleich mit der Reduktion der Flügel, eine sekundäre ist: Die Kontinuität der starren Chitindecke ist eben nicht notwendig und so wird sie, nicht etwa in der ehemaligen Intersegmentalhaut, sondern, unbekümmert um morphologische Gestaltung, an anderer Stelle mechanisch unterbrochen.

Die Mechanik des Fluges (Teil III) und die große Zahl der Häutungen sind gleichfalls Anzeichen einer einfacheren Stufe der Organisation insgesamt. Es werden sich daher vielleicht die vielfach in

einseitiger Richtung vollkommeneren Typen der übrigen Insektenordnungen auf die Hausgrille zurückführen lassen; die Frage, ob primäre oder sekundäre Organisationszustände für *Gryllus* vorliegen, dürfte eher in letzterem Sinne zu entscheiden sein. Dabei ist hervorzuheben: Der Mesothorax von *Gryllus domesticus*, obwohl er als rückgebildet aufgefaßt ist, enthält im Gegensatz zum Metathorax (z. B. in der Muskulatur dvm_7 , pm_{14} , pm_{13}) Teile, welche bei höheren Insekten vorzugsweise eine Weiterbildung erfahren haben.

Dabei gingen vorliegende Betrachtungen von der Grundlage möglichst einfacher, gleichartiger Organisation für die einzelnen Segmente aus, wie sie embryonal vorliegen mag; es sollte unter Vermeidung jeglicher phylogenetischer Spekulation gezeigt werden, wie rein ontogenetisch nach dem jeweiligen physiologisch-biologischen Bedürfnisse sich daraus die bestimmten Entwicklungsrichtungen ergeben und mit Beziehung zur Muskulatur im Skelett zum Ausdruck kommen. Der morphologische Ausbau ist zunächst physiologisch zu begründen, und es lassen sich zwanglos die verschiedenartigen und in verschiedenem Grade verwandten speziellen Bildungen begründen, sowie die ungleichen Verwandtschaftsgrade der einzelnen Segmente untereinander erkennen, wie sie die Übersicht über die drei Thorakalsegmente und das erste Abdominalsegment in allmählichen Abstufungen aufwies. Reicht eine solche Betrachtungsweise nicht aus, so bedarf sie weitergehender, vergleichend morphologischer Begründung; und wenn auch im allgemeinen bei *Gryllus* der Ausfall physiologischer Beanspruchung den Fortfall z. B. von Muskeln ohne Restbestand zur Folge hat, so waren für einige Muskeln, ungeachtet der wahrscheinlichen mechanischen Nebenaufgaben, rein morphologische Erklärungsversuche nötig.

Ich schließe mich hier jenen Grundsätzen an, welche GOEBEL in der Einführung zu seiner »Organographie der Pflanzen« (1898, I, § 1) entwickelt hat, und welche eine Warnung vor der von physiologisch-biologischer Grundlage abgelösten morphologischen Betrachtungsweise enthalten.

Daß übrigens zu einer ausreichenden Morphologie der Muskulatur Tracheen und Nerven zu berücksichtigen sind, ist selbstverständlich.

Der phylogenetischen Spekulation bezüglich der Flügel und Beine mögen die angeführten topographisch-mechanischen Stufen als Grundlage dienen. (Abschnitt G, c, S. 474 und Abschnitt G, d, S. 475)

und Mechanik, Teil III, z. B. Abschn. B.) Aus denselben kann eine Vorbedingung der Beinbewegung für die Flügelbewegung ersehen und die Ableitung der Flügel von Tracheenkiemen entbehrlich gemacht werden. Spekulationen größeren Stils, wie sie z. B. von JAWOROWSKY angestellt sind, entbehren jeder reellen Grundlage und müssen unterlassen werden.

Das Verzeichnis der allgemein gültigen Abkürzungen und Bezeichnungen befindet sich auf Seite 349 des I. Teiles und am Ende des IV. Teiles.

Anmerkungen zum ersten Teil: Das Skelett von *Gryllus domesticus*.

1) Anm. zu S. 274.

Die nouvelles suites à BUFFON, SERVILLE 1839, machen mit älteren Literaturangaben über *Gryllus* bekannt.

2) Anm. zu S. 280, 281 und S. 512 (II. Teil).

Nach COMSTOCK (1902, S. 21, Fig. 10 und Tabelle auf S. 38) beträgt die Zahl der um das fünfte Segment vermehrten Kopfsegmente sieben, eine Zahl, die mir noch nicht genügend sichergestellt erscheint.

VERHOEFF (1903, S. 96, Tabelle) zählt sechs Kopfsegmente, RAY LANKESTER (1904, S. 543 u. 570) zählt gleichfalls sechs Kopfsegmente, während er mit HEYMONS sogar zwölf Hinterleibssegmente (entgegen WHEELER 1889, 1893) annimmt.

Die Angabe SCHAUMS (1863), welcher die Einheitlichkeit des Kopfabschnittes vertritt, mag aus historischen Gründen erwähnt sein.

3) Anm. zu S. 296, 300, 306.

Zur Verhütung einer Verwechslung der bei *Gryllus* neben dem Namen Trochantin geführten Bezeichnung Präcoxalplatte mit der von COMSTOCK 1902 angewandten Bezeichnung »antecoxal piece« sei betont, daß die beiden antecoxal-Platten der Schaben bei *Gryllus domesticus* nicht ausgebildet sind (vgl. S. 498); ferner, daß die Befunde COMSTOCKS noch eine weitere, von BÖRNER unbeschriebene Platte zeigen.

Anm. zu S. 300.

Der den Eingang der tiefen Mittelgelenkhöhle im Mesothorax versperrende Haarbesatz (vgl. Taf. XVI, Fig. 13 u. 18 b, c) ist mit CHABRIER (1820) als eine Schutzvorrichtung gegen eindringende Staubteile genügend zu deuten.

Anm. zu S. 304.

Die Metapophyse wird auch treffend als Metafurca bezeichnet.

Anm. zu S. 311.

Erstes Hinterleibssegment: Von der über dieses auch segment mediaire (LATREILLE) bezeichnete Segment handelnden, großen Literatur verweise ich hier nur auf BRUNNER 1876, BRAUER 1882 und REINHARD 1865; letzterer hat auch innere Organisationsverhältnisse in Betracht gezogen.

Ann. zu S. 332, 2.

NEWPORT gibt 1839 in TODDS Cyclopaedia (Fig. 395) eine Abbildung des Deckflügels, von *Gryllus domesticus*.

Ann. zu S. 348.

Zu dem von LANGER (1860) behandelten Thema liefert *Gryllus domesticus* Beispiele. Insbesondere bestätigt es sich, daß bei niederen Insekten keine eigentlichen Gelenke auftreten (vgl. LANGER, S. 127 u. 129). Für den Flügel ist der von LIEBE (1873) geschilderte Typ 2 gültig. Die Gelenke sind hier jedoch nur im allgemeinen beschrieben (S. 9).

Anmerkungen zum zweiten Teil: Die Muskulatur von *Gryllus domesticus*.

1) Ann. zu S. 361 oben und 472.

A. VERHOEFFS Neuzeichnungen der Beinabschnitte, insbesondere die des Trochanters (1903, Abschnitt I, D) habe ich nicht berücksichtigt. Jedoch sind die dort entwickelten Prinzipien der Muskelanheftung für die Beurteilung der einzelnen Abschnitte der zweiten Maxille vielleicht von Interesse.

B. Das Prinzip, bei der Benennung von Muskeln die funktionelle Bezeichnungsart zunächst zu vermeiden, erkennt auch VERHOEFF (1903, Abschnitt A im I. Teil) an.

Über die Anwendung der Begriffe Elevator (Extensor) und Depressor (Flexor) an zweiter Stelle möchte ich einige Bemerkungen machen, welche meinen in vorliegenden Ausführungen befolgten Standpunkt näher erläutern sollen, sowohl hinsichtlich der Beine, wie auch der Flügel.

Genannte, bisher beliebig angewandte Begriffe müssen eine schärfere Trennung erfahren: Da die Begriffe Extensor, Strecker, und Flexor, Beuger, streng genommen nur etwas über das Verhältnis zweier längsgestellter Längsachsen zueinander aussagen, können sie nicht angewandt werden, wenn es sich um die Veränderungen in der Stellung des ganzen Beines oder des Flügels zum Thorax, d. h. um das Verhältnis einer zu einer andern quergestellten Achse handelt. Sie sind daher für die Stellung der einzelnen Glieder des Beines zueinander, bzw. auf die hierbei in Betracht kommenden, nicht in den Thorax hineinreichenden Beinmuskeln — solche werden (vgl. S. 356) ja von meinen Untersuchungen nicht betroffen — treffend anwendbar, für den Flügel, eine ungegliederte Achse aber überhaupt nicht.

An ihre Stelle treten daher für die thorakalen Bein- und die Flügelmuskeln die passenden Bezeichnungen Elevator, Heber, und Depressor, Senker, welche über die Veränderungen in der Stellung einer Querachse zu einer Längsachse unter Bezugnahme auf die Bewegungsrichtung gegen die Unterlage Aufschluß geben.

a. Die Bewegung der Beine:

Da die Stellung des Beines in den drei Segmenten ganz verschieden gerichtet ist, so würden die Bezeichnungen: Heber und Senker des Beines je auf einen morphologisch verschiedenen Muskel zu verteilen sein. Zudem müßte durch genauere, die Mechanik der Beine betreffende, meinem Thema zunächst fernliegende Untersuchungen festgestellt werden, wie sich die von den thorakalen Beinmuskeln ausgeführten Bewegungen der Coxa auf die

übrigen Beinglieder übertragen und sich zu deren eignen Bewegungen verhalten.

Ich beziehe daher die Begriffe Elevator und Depressor naturgemäß auf die Hüfte, zumal die Hüftglieder bei anatomisch gleichem Gelenkbau und gleicher Anheftungsweise der Muskeln in übereinstimmender Weise am Thorax angeheftet und in allen drei Segmenten nach unten gerichtet sind, wenn gleich sich bereits der Beinrichtung entsprechende Verschiedenheiten dabei ergeben. Die Elevation des Trochanters bedeutet die durch die Muskelkontraktion vollzogene Annäherung desselben an den Körper.

Bedeutet alsdann die Elevation der Coxa die Bewegung der Hüfte nach vorn, in der Längsachse des sich vorwärts bewegenden Tieres, die Depression eine entgegengesetzte Bewegung der Hüfte nach hinten, so ist damit zugleich die Anwendung gleicher funktioneller Bezeichnung auf topographisch gleichnamige Muskeln ermöglicht.

Es zeigt sich also folgendes:

I. Im Prothorax: $I dm_1$ = Elevator coxae = Heber des Beines nach vorn.

$I dm_2$ = Depressor coxae = Senker des Beines.

Die Elevation und Depression geht normalerweise im Sinne der Richtung des vorwärts schreitenden Tieres.

II. Im Mesothorax: $II dm_1$ = Elevator coxae } beides Heber des Beines
 $II dm_2$ = Depressor coxae } seitwärts.

Die Depressoren des Beines sind die am Innen- und Hinterrande der Hüfte angehefteten bm -Muskeln; dem entspricht die Verstärkung der $IIm_{1a, b, c}$ (93). Die Elevation und Depression wird übertragen auf eine zur Längsachse des Tieres senkrechte Querachse, wodurch andre Muskeln für das Bein zu Antagonisten werden.

III. Im Metathorax: $III dm_1$ = Elevator coxae = Senker des Beines.

$III dm_2$ = Depressor coxae = Heber des Beines nach hinten.

Im Metathorax liegen die Dinge also umgekehrt als im Prothorax.

Über den Begriff: Rotator des Beines, habe ich nichts auszusagen, da diese kombinierte Bewegungsart unter Beteiligung der nicht in den Thorax hineinreichenden Muskeln vor sich geht.

b. Im Flügel

wurde die Bezeichnung Elevator, Depressor für einen Teil der dorso-ventralen Flügelmuskeln bzw. den dorsalen Längsmuskel beibehalten.

Für die Muskeln der dritten und vierten Stufe der Mechanik wurden an Stelle der Bezeichnungen Extensor und Flexor neue gewählt, von denen die Namen Protractores und Expansores den mechanischen Vorgang deutlicher kennzeichnen sollen (wobei der Name Protractor, auf das Costalfeld des Flügels bezogen, für die Insekten allgemeine Geltung haben dürfte), beziehungsweise von denen der Name direkter Depressor in Gegensatz zum indirekt wirkenden dorsalen Längsmuskel tritt.

2) Anm. zu S. 313 (I. Teil, oben) und S. 376.

Die Abbildung LANDOIS' (1872, Taf. XXVIII, Fig. 1) macht es nicht unwahrscheinlich, daß die abdominale Pleuralplatte als Schutzfläche der Flankenhaut gegen die Reibung des Hinterschenkels zu verstehen ist. Das Ausbleiben des Haarbesatzes in der feinhäutigen, von kräftigem Chitin umgebenen Fläche ist, gerade, weil die Fläche gerieben wird, nicht auffallend (vgl. bes.

Textfig. 7 im I. Teil mit LANDOIS' Fig. 2, Taf. XXVIII). BRAUER (1886, S. 104) erwähnt das »rudimentäre Stimmorgan« der Orthopteren.

- 3) Anm. zu S. 446, 450, 453, 493.

Die vom Mentum (KOLBE) gegebene Auffassung ist gleicherweise für das Submentum (KOLBE) gültig, für dessen Gliedmaßennatur mir obengenannte Gründe beachtenswert scheinen. Demnach wäre Mentum + Submentum analog der Coxa. und die Trennungslinien zwischen beiden sekundärer Natur.

Ein Vergleich der Textfig. 1 (I. Teil) mit MUHRs Darstellungen (1876, Fig. 17 und 19) für *Gryllus campestris* und *Gryllotalpa vulgaris* schienen dem *Gryllus domesticus* insofern eine Mittelstellung zwischen beiden einzuräumen, als das Submentum (KOLBE) = Mentum (MUHR) bei *Gryllus campestris* noch einheitlich, bei *Gryllus domesticus* und *Gryllotalpa* zweiteilig (Mentum und Submentum, KOLBE) scheint.

Da ich aber bei *Gryllus campestris* und *Gryllus domesticus* Gleiches fand, und daher MUHR (Fig. 17) den Stammteil der Laden A fälschlich als einheitliches Stück darstellt, so dürfte mit Berücksichtigung NEWPORTS (1839, Fig. 374) folgendes wahrscheinlich sein:

Gula, Kehle = Submentum, Unterkinn (KOLBE, *m* bei NEWPORT) = *M*, Mentum (MUHR, ERICHSON).

Mentum, Kinn (KOLBE, *l* bei NEWPORT + Tasterträger (KOLBE)] = bei MUHR fälschlich einheitlich dargestellter Stammteil *A*.

Auch MUHR faßt das Mentum (Submentum, KOLBE) als einen Segment-Stammteil auf, nicht als Extremität. Ich möchte meine Auffassung neben die der genannten Autoren stellen, ohne zu einer endgültigen Entscheidung imstande zu sein.

- 4) Anm. zu S. 450.

Denn die *dm*-Muskulatur erscheint uns neben der *bm*-Muskulatur von primärer Bedeutung für die Extremität.

- 5) Anm. zu S. 453.

CHOLODKOWSKY (1892, Kap. 4) nimmt an, daß sich an der Bildung des Tentorium drei Paar Stigmenanlagen der Kopfsomite beteiligen, woraus ersehen werden kann, daß zunächst keine Elemente des Prothorax am Aufbau des Hinterhauptes beteiligt sind (vgl. Anm. 14 u. 17).

- 6) Anm. zu S. 448, zur Tabelle auf S. 456, 457, zu S. 454, 459.

Die einander entsprechenden Zerlegungen der Muskeln *Ovln*₄ + 5, 5_a und *Ovln*_{4a}, *b*, *c* in der Halshaut zeigen, daß sie beide von den gleichen Veränderungen an ihrer vorderen sternalen Ursprungsstelle (»Apophyse«), nämlich von der allgemeinen, auch in der Zerlegung der *Oism*- und *Odem*-Muskeln ausgedrückten Verbreiterung des epimeral-sternalen Bezirks betroffen sind.

- 7) Anm. zu S. 454 und 496.

Zunächst entspricht *Oism*₂ der Verstärkung der intersegmentalen Funktion, sodann die *dem*_{α-δ} zugleich der Verbreiterung und Verfestigung im Intersegmentalbezirk. Im einzelnen ist die Verteilung der Muskeln, in welcher wiederum eine gewisse Gesetzmäßigkeit auffällt, wie folgt zu verstehen:

*dem*_β ist Teilmuskel von *Oism*.

Die übrigen *dem* können als Teilmuskeln von *Oism*₂ aufgefaßt werden: *dem*_γ, oben auf den Hinterhauptsring, unten auf die hintere Kehleplatte (*α*) bezogen (ähnlich dem *dem*_β).

derm₈, oben auf den Hinterhauptsring, unten auf die vordere Kehlplatte (*i*) bezogen.

derm₆, oben in der Nackenhaut zwischen Pronotum (*derm₂*) und Hinterhauptsring (*derm₇*), unten im Kehlbezirk auf dem Ligamente zwischen *a* und *i* vermittelnd.

Vgl. hierzu Textfig. 7 und Schenatabelle II.

8) Anm. zu S. 475.

Ohne auf die sehr umfangreiche und schwierige Frage des Vergleichs der Parapodien und Insektenbeine näher einzugehen, möchte ich auf die neuerdings wieder von RAY LANKESTER (1904, z. B. S. 551) vertretene Anschauung der morphologischen Gleichwertigkeit beider Bildungen hinweisen. Falls ein näherer Vergleich der Muskeln alsdann gestattet sein sollte, würden sich für die Muskeln der Parapodien den abdominalen Flankenmuskeln (bei *Gryllus*) analoge Dinge ergeben.

9) Anm. zu Seite 477.

Bei phylogenetischer Betrachtungsweise ist es leicht, sich eine Vorstellung davon zu machen, wie gerade durch die *derm*-Muskulatur der Hinterbeine tergale Faltenbildungen beweglich werden mochten, daß also die gleichen Muskeln der Bein- und Fallschirmfunktion dienen.

Bodenlebige Tiere vermögen bis zu einem gewissen Grade des Verhältnisses von Flügelkraft zur Körperschwere nicht unmittelbar vom Boden abzufliegen. Die Anfänge und gewisse niedere Stadien des Flugvermögens sind daher zunächst mit einer Fallschirmbewegung verbunden, d. h. mit einer anfänglich abwärts gerichteten Fallbewegung, wie sie z. B. bei Vögeln und den bodenlebigen Orthopteren nach dem Sprung in die Luft erfolgt (vgl. die Hilflosigkeit eines zu Boden gefallen Mauerseglers). Eine mit einer Larve schwer beladene *Vespa germ.* mußte, um abfliegen zu können, die senkrechte Wand des Glasbehälters, in welchen ich das Nest eingesetzt hatte, erklettern und sich von da herabstürzen (ferner vgl. SIMROTH, 1901, Kap. 25).

10) Anm. zu S. 481.

LATREILLE (1820, 1821) gibt Beschreibungen verschiedener Thorakalanhänge. Die Frage wird ferner von SIMROTH im Kap. 25 (1891) behandelt. LIEBES (1873, S. 4) Auffassung, daß die Flügel durch den mittels Chitinausscheidung erfolgten flächenhaften Zusammenschluß frei nach außen getretener Tracheen gebildet seien, mag hier gleichfalls erwähnt sein.

11) Anm. zu S. 487.

LEUCKART (1848) befürtwortet in seinen Ausführungen (S. 89—93, bes. S. 91) über die Auffassung der Flügel den Vergleich derselben mit den Seitenfortsätzen des Rückenschildes der Krebse; HAMMOND (1881) die Homologie mit den Halsschildseitenlappen. Auch SIMROTH bespricht die Frage in diesem Sinne (1891, S. 395—398).

12) Anm. zu S. 438, 490.

Der Halsschildseitenlappen, an der Grenze zwischen Tergit und Flankenhaut gelegen, würde darin dem seitlichen Rande der abdominalen Tergitstücke gleichen und eine oberseits aus tergalen, unterseits aus pleuralen Lamellen gebildete Duplikatur sein. Wenngleich im Prothorax Hinweise auf der Bildung von »Prothorakalfügeln« ähnliche Vorgänge enthalten sind, muß man dennoch bei Beurteilung des Prothorax auf abdominale Verhältnisse zurückgehen.

13) Anm. zu S. 492.

Die Auffassung eines im Prothorax schon deutlichen, im zweiten Maxillensegment bereits erheblich vollzogenen Wanderns der Extremitäten nach vorn findet sich ähnlich auch bei COMSTOCK (1902). Die damit verdeutlichten Beziehungen des Sternits zum Episternum und des Sternellum = epimeralen Sternits zum Epimeron (dorsal zum Scutellum) sind auch von COMSTOCK richtig erkannt.

14) Anm. zu S. 452, 453, 493.

Pleuren sind die Kehlplatten nicht, da sie durch die Muskulatur einem rein sternalen Bezirk angewiesen werden.

a. HUXLEY (1877, S. 403) gibt eine eingehende Beschreibung der Halshautplatten, und in Fig. 97 eine Abbildung derselben. Er bezeichnet die der ersten und zweiten Kehlplatte (*a* und *i*) bei *Gryllus* entsprechenden Skelettteile als »lateral cervical sclerites«, und faßt sie als hinterste Bestandteile des Kopfsegments auf.

COMSTOCK (1902, bes. S. 32) bezeichnet, zwar ohne zwingende Begründung, einen Teil der Kehlplatten richtig als sternale Platten des zweiten Maxillensegments. Indem er aber die Morphologie der Platten im einzelnen durch rein äußerliche Vergleiche mit dem Prothorax begründet, begeht er den gleichen Fehler, wie VERHOEFF und ähnlich auch BÖRNER, nämlich den »Rest«plättchen ohne ausreichende Berücksichtigung der Muskulatur zu große morphologische Bedeutung zuzuschreiben, während ihr Wert vielmehr ein physiologischer ist (vgl. auch S. 505, Abschn. K). Gemäß unsrer Begründung des Kehlbezirks ganz allgemein als epimerales Sternit und unsrer Bewertung der schwachen muskellosen Halshautplättchen (I. Teil, S. 292) scheint COMSTOCKS strenger Vergleich der Platten: S_1 mit dem Sternit, S_2 mit dem Sternellum des Prothorax (vgl. dort Fig. 12 mit Fig. 21 und 23) undurchführbar.

Aus demselben Grunde erscheint die Bewertung der Platten *es* und *em*₁ COMSTOCKS (1902, Fig. 21, *lvs1* bzw. *rst1* BÖRNER) als Episternum und Epimeron des zweiten Maxillensegments (welche beide vielleicht der ersten und zweiten Kehlplatte [*a* und *i*] bei *Gryllus*, oder der einen Platte *a* entsprechen) unstatthaft.

Bei Blattodeen (VERHOEFF) ergibt sich in der Existenz starker Nackenplatten ein größerer Unterschied von *Gryllus*. Bei Dermapteren sind, sowohl im Vergleich untereinander, als auch mit *Gryllus*, recht abweichende Dinge vorhanden. Die Variabilität der Halshautplatten überhaupt scheint mir ein Beweis zu sein, daß ein Verständnis für dieselben zunächst im Zusammenhang mit der Muskulatur zu suchen ist. Restplatten in morphologischem Sinne müßten konstanter sein.

Die Muskulatur verhält sich sehr verschieden. Es ist anzunehmen, daß von den vielen, zum Teil ungleich ausgebildeten Halshautmuskeln von *Gryllus domesticus* bei andern Insekten dieser oder jener Muskel vorzugsweise entwickelt ist. Trotz der Allgemeinheit der Angaben VERHOEFFS habe ich die meisten Muskeln der Blattiden mit denen von *Gryllus* gut vergleichen können. Die anscheinend spärlichen Muskeln in der Halshaut der Dermaptera weichen, gleich dem Skelett, erheblich von *Gryllus* ab. Ohne auf VERHOEFFS Beschreibung weiter einzugehen, möchte ich bemerken, daß den *Oism* bei *Gryllus* entsprechende Muskeln bei den Dermapteren zu fehlen scheinen.

Auf sehr erhebliche Schwierigkeiten stoßen vorläufig Homologisierungsversuche mit der Halsmuskulatur der Ameise (Lubbock 1881).

b. Die Deutungen Comstocks (1902, vgl. Fig. 4 und 25) im Hinterhaupt an der Einlenkungsstelle des Submentum: Die Unterscheidung eines vom Episternum durch eine apodemale Bildung getrennten Epimeron erscheint nicht unmöglich; doch darf man auf eine allzustrenge Durchführung dieser Begriffe auch hier verzichten.

15) Anm. zu S. 495.

Die systematisch entfernte Stellung der Insekten und Diplopoden bringt RAY LANKESTER (1904) in einer Tabelle (S. 529) zum Ausdruck.

16) Anm. zu S. 498.

Vgl. S. 289 f. u. Anm. I. Teil und Anm. 14 a u. b zu S. 493 im II. Teil.

17) Anm. zu S. 500.

Ich habe nur einen Teil der sich vielfach widersprechenden Angaben der Autoren berücksichtigen können. Folgende Angaben scheinen meine auch durch die Morphologie der Halshaut gestützte Ansicht der Stigmenlage zu stützen:

Der Embryo zeigt, sei es segmental oder intersegmental, regelmäßige Stigmenanlagen (vgl. z. B. WHEELER 1889 und Anm. 5, zu S. 453). Über die Art und den Verlauf des Schwindens prothorakaler Stigmen liegen genaue Beobachtungen meines Wissens noch nicht vor.

Selbst bei den abgeänderten, holometabolen Hymenopterenlarven hat REINHARD (1865) ein regelmäßiges Verhalten und die sekundäre intersegmentale Verschiebung der Stigmen nachweisen können. REINHARDS Definition der Zugehörigkeit der Stigmen (S. 204 und 205) läßt im Einklang mit den anatomischen Befunden keinen Zweifel zu.

VERHOEFF (1903, Kap. II, B, Abschn. Thoraxstigmen der *Dermaptera*) macht zustimmende Angaben.

18) Anm. zu S. 500.

Denn es müßte alsdann bei gewissen Larvenformen einmal das Tentorium ohne, ein andermal mit der Beteiligung von Prothorakalstigmenästen gebildet sein.

19) Anm. zu S. 412, 423, 432, 449, 458, 501.

Die Kreuzung dieser Muskelfasern erscheint als ein Ausdruck des von Roux (1883, S. 358 ff.) dargestellten Gesetzes: Je länger die Muskeln sind, um so wirksamer werden sie. Der kreuzweise Verlauf der Fasern ermöglicht eine größere Länge derselben. — Das gleiche Prinzip zeigt auch die, vom Metathorax bis zum Prothorax betrachtet, immer mehr zunehmende Länge der sternalpleuralen pm_4 , deren Funktion sich immer mehr steigert. Auch die Länge des $Ip m_5$ ist hiermit begründet.

20) Anm. zu S. 507.

BAER (1826, S. 348) glaubt nicht, daß diese (Apophysen, die sogenannten »sekundären Wirbel« usw.) inneren Hornteile der Insekten zum Bauchmark und den Ganglien in genannter Beziehung stehen, daß der Entothorax aber von Muskeln abhängig sei. Die historisch interessanten Ausführungen BAERS sind überhaupt beachtenswert für die Frage des Verhältnisses der Muskulatur zum Skelett.

21) Anm. zu S. 511.

CARLET (1884) stellt für das Abdomen der Biene in der dorsalen und ventralen Längsmuskulatur gleichfalls median genäherte und laterale Teil-

bündel fest, während die Seitenmuskeln von *Gryllus* abweichende Verhältnisse vorführen.

22) Anm. zu S. 487.

Diese Angabe LATREILLES entnehme ich dem Zitate SIMROTHS (1891, S. 397). Der Käfer heißt demnach *Acrocinus longimanus*. Latr. Cours d'Entomologie S. 242.

23) Anm. zu S. 508.

Hierzu vergleiche man TOWER 1903: Colors and color patterns of *Coleoptera*.

Berichtigungen.

Die Bezeichnungen *Obm_{4c}* und *Obm_{4b}* müssen auf der Schematabelle II vertauscht werden.

Der Muskel *Ovlm₅* auf Textfig. 11, S. 464 oben muß mit *Ovlm_{3a}* bezeichnet werden.

Zur Vermeidung von Irrtümern sei bemerkt, daß von den sehr schematisierten Skeletteilen der Muskeldarstellung Textfig. 7 im II. Teil der Vorderrand des Prosternum *Ist* die in der Textfig. 2 im I. Teil, S. 291 dargestellte naturwahre Form (7) haben muß.

Die Schema-Tabellen I und II sind irrtümlich mit falschen Seitenverweisen versehen. Schema I erhält demnach die richtige Seitenzahl 375, Schema II die Zahl 456.

Auf S. 356 (Zeile 15 von oben) muß es statt Abschnitt IV heißen: im III. Teil.

Der feinere Bau der Nebenniere des Meerschweinchens.

Von

Franz Fuhrmann.

(Aus dem zoologischen Institut der Universität Graz.)

Mit Tafel XVII und XVIII.

Einleitung.

In der vorliegenden Mitteilung lege ich die Ergebnisse einer umfangreichen histologischen Untersuchung der Nebenniere des Meerschweinchens nieder. Die Literatur über Nebennierenuntersuchungen ist schon sehr groß, weshalb ich mich entschloß, hier in erster Linie nur die Angaben eingehend zu berücksichtigen, welche die Nebenniere des Meerschweinchens betreffen.

In letzter Zeit erschienen von KOHN eine Reihe von Abhandlungen über »chromaffine Zellen und chromaffine Organe«, wozu auch die Marksubstanz der Nebenniere gerechnet ist. KOHN geht übrigens so weit, die Marksubstanz der Nebenniere als selbständiges, von der Rinde unabhängiges Organ, als »Paraganglion suprarenale«, zu bezeichnen und mit der Carotisdrüse (Paraganglion intercaroticum) zu identifizieren, wobei die Chromaffinität ihrer Zellen neben entwicklungsgeschichtlichen Ergebnissen als gemeinsames Merkmal hervorgehoben erscheint. Obgleich wir zugeben müssen, daß bei accessorigen Nebennieren sehr oft eine Marksubstanz fehlt, können wir doch nicht annehmen, daß die Rinde und das Mark der Nebenniere in keinem engeren Verhältnis zueinander stehen sollen. Es ist doch nicht gut denkbar, daß rein zufällig das Mark in der Rinde liegt. Aus dem Grunde habe ich es versucht, irgendwelche Beziehungen dieser beiden Abschnitte zueinander aufzudecken.

Wie ich schon erwähnte, haben meine Angaben speziell auf das Meerschweinchen Geltung. Gerade dieses Tier wurde zu Nebennierenuntersuchungen verhältnismäßig wenig verwendet. In der Literatur finden sich dementsprechend Angaben über Strukturverhältnisse der

Zellen der Nebenniere dieser Species meistens nur zerstreut, was die Zusammenstellung der bisher bekannt gewordenen Tatsachen sehr erschwerte.

Wenn wir auch die am Meerschweinchen erhaltenen Befunde nicht ohne weiteres für die andern Tierspecies verallgemeinern dürfen, wie schon DOSTOJEWSKY (13) hervorhebt, so scheint mir doch die Annahme gerechtfertigt, daß bei allen Säugern die Grundelemente, also die Zellen der Nebenniere, keine fundamentalen Unterschiede aufweisen werden.

1. Technisches.

Die Nebenniere galt von jeher als ein Organ, dessen Marksubstanz in kürzester Zeit post mortem derartige Veränderungen erleidet, daß statt dieser nur ein mit unförmlichen Detritusmassen erfüllter Hohlraum übrig bleibt. Trotz lebenswarmen Einlegens der Nebennieren in die Fixierungsflüssigkeiten eignen sich nur eine geringe Anzahl derselben. Die besten Resultate gaben mir die ZENKERSche Flüssigkeit, MÜLLERSche Flüssigkeit mit käuflichem Formol im Verhältnis 9:1 gemischt, 4%ige Formaldehydlösung und konzentrierte Sublimatlösung in 0,75%iger Chlornatriumlösung.

Für cytologische Untersuchungen von besonderem Wert war die Platinchlorid-Osmiumsäure-Essigsäuremischung nach HERMANN, in der üblichen Zusammensetzung oder auf das doppelte Volumen mit Wasser verdünnt. Leider gestattet dieses vorzügliche Gemisch das Einlegen ganzer Meerschweinchennebenennieren nicht. Um in allen Teilen gut konservierte Präparate zu erhalten, zerlegte ich die Nebennieren in etwa 2 mm dicke Plättchen, die dann auf 6—12 Stunden fixiert und wenigstens 24 Stunden in fließendem Wasser gewaschen wurden. Bei derartig gut ausgewässerten Stücken konnte ich mit bestem Erfolg mit jeder beliebigen Farbe nachfärben.

Mit ebensogutem Erfolg verwendete ich das starke Chrom-Osmium-Essigsäuregemisch nach FLEMMING. Für die Behandlung der Nebenniere mit diesem Gemisch gilt das für die HERMANNSche Flüssigkeit Mitgeteilte.

Fixierungsversuche mit absolutem Alkohol oder einer Mischung von konzentrierter Sublimat- und Pikrinsäurelösung im Verhältnis 1:2, auf das doppelte Volumen mit Wasser verdünnt, schlugen gänzlich fehl. Die Zellen zeigten die erdenklichsten Schrumpfungsercheinungen. Ebenso schlechte Erfahrungen machte ich mit einer

von verschiedenen Seiten empfohlenen Mischung von Kaliumbichromatlösung und Formol.

Nach der Behandlung mit den oben angegebenen Fixierungsflüssigkeiten wurden die Objekte sehr gründlich in fließendem Wasser ausgewaschen und in allmählich steigendem Alkohol gehärtet.

Meistens bettete ich die Nebennieren in Paraffin von 58 Grad Schmelzpunkt ein. Um die Schnittfähigkeit der Stücke nicht zu beeinträchtigen, verblieben die Objekte nur sehr kurze Zeit im absoluten Alkohol, niemals länger als eine Stunde. Dann kamen sie bis zur vollkommenen Aufhellung in Xylol, was in weniger als einer Stunde erreicht wurde. Auch im Paraffin ließ ich selbst ganze Meer-schweinchennebennieren niemals länger als eine halbe Stunde. In letzter Zeit umging ich den absoluten Alkohol vollständig und brachte die Stücke aus dem 96 %igen Alkohol direkt in das Xylol. Für die Nebenniere bewährte sich dieser Einbettungsmodus vorzüglich. Im allgemeinen ließen sich die Nebennieren nach den oben angeführten Fixierungen sehr leicht in 5—10 Mikren dicke Schnitte zerlegen. Diese wurden teils mit Wasser allein, teils mit Wasser nach vorherigem Eiweiß-Glyzerin-Unterguß aufgeklebt.

In Celloidin bettete ich nur sehr selten ein. Ich verwendete eine Methode, die meines Wissens noch nicht publiziert ist und mir vom Assistenten des hiesigen histologischen Instituts, Herrn A. HENNICKE, vor langer Zeit gelehrt wurde. Es werden verschieden dicke Auflösungen von getrocknetem Celloidin in chemisch reinem Methylalkohol hergestellt. Aus dem 95 %igen Äthylalkohol kommen die Stücke zuerst in Methylalkohol und dann in die verschiedenen Celloidinlösungen, bei der dünnsten angefangen. Ich härtete das Celloidin in 65 %igem Alkohol, worin es schon nach einer Stunde schnittfähig war. Die Methode ist vorzüglich und gestattet eine Schnittdicke von 10 Mikren und selbst darunter. Aufgehellt wurden die Schnitte in Origanumöl. Für meine Zwecke eignete sich gerade diese Methode sehr gut, da in den nach ihr hergestellten Präparaten das osmierte Fett zum größten Teil ungelöst blieb, was bei der Äther-Alkoholmethode nicht der Fall ist.

Die Nebennierenschnitte färbte ich auf verschiedene Weise. Bei der Untersuchung der Zellstrukturen gab mir die Eisenlackfärbung sehr gute Resultate. Ich beizte mit dem von BENDA (5) angegebenen »Liquor ferri sulfurici oxydati nach der Pharmak. German. III.«, mit dem doppelten Volumen Wasser verdünnt. Die Schnitte verblieben von 2—24 Stunden in der Beize, wurden gut abgespült und auf einige

Stunden in eine 1%ige wäßrige Hämatoxylinlösung gebracht. Differenziert wurde in der sechsfach verdünnten Beize. Ein sehr sorgfältiges Auswässern der Schnitte nach der Differenzierung erwies sich als notwendig, um haltbare Färbungen zu bekommen. Die Differenzierung in der Eisenlösung kann durch eine Nachfärbung mit dem S. Fuchsin-Pikrinsäure-Gemisch von VAN GIESON ersetzt werden. Je nach dem Grade der gewünschten Differenzierung muß man von wenigen Sekunden bis zu 5 Minuten nachfärben. Ich bekam sehr haltbare Präparate.

Mindestens ebensogute und für manche Zwecke noch bessere Dienste als die Eisenlackfärbung leistete mir die Alizarinfärbung nach RAWITZ (55). Natürlich muß diese ausgezeichnete Methode, wie auch KLEMENSIEWICZ (35) hervorhebt, dem Objekt angepaßt werden. Für die in Chromatgemischen gehärteten Stücke der Nebenniere verwendete ich die nach RAWITZ mit der Chrombeize GAI hergestellte Stammlösung, mit destilliertem Wasser auf das 6–8fache Volumen verdünnt. Die Einwirkungsdauer betrug 24 Stunden bei Zimmertemperatur. Das Alizarin I der Höchster Farbwerke wurde mit 5 Teilen Wasser verdünnt und mit einigen Tropfen einer Lösung von essigsäurem Calcium versetzt. Darin verblieben die Schnitte 24 Stunden bei 35–40° C. Hierauf wurden sie in Wasser gut abgespült, durch steigenden Alkohol in absoluten gebracht, wo sie mindestens 2 Stunden verweilen.

Außer diesen Lackfärbungen benutzte ich noch das EHRLICHsche Hämatoxylin mit Nachfärbungen nach VAN GIESON oder mit Eosin, und die Stückfärbung mit Alauncochenille oder Alaunkarmin.

Sehr brauchbare Bilder gaben mir die Färbungen mit $\frac{1}{4}$ %iger, wäßriger Methylenblaulösung, konzentrierter, wäßriger Thioninlösung, Safranin und Methylgrün-S.-Fuchsin. Alle verwendeten Farben stammen aus dem Laboratorium Dr. GRÜBLER in Leipzig.

2. Einteilung der Nebenniere.

Nach den Untersuchungen von MECKEL (45) und NAGEL (50) wurde die alte Anschauung von der Existenz einer Höhle im Zentrum der Nebenniere fallen gelassen und man unterschied nunmehr zwei schon makroskopisch erkennbare Abschnitte. Die außen liegenden Partien bezeichnet man als Rindensubstanz, die eine zentral gelegene Marksubstanz umschließt. Diese beiden Bestandteile des Organs erweisen sich auch mikroskopisch als verschieden, indem gewisse Unterschiede in dem Bau und der Anordnung ihrer Zellen

auftreten. Nachdem HENLE (29) noch die Eigenschaft der Markzellen, sich in Chromsäure und ihren Salzen gelb zu färben, entdeckte, gewann die Ansicht von der Verschiedenheit beider Substanzen festen Halt. Diese Chromreaktion erleichtert in der Tat sehr das Auffinden der Markzellen, da sie in dünnen Schnitten intensiv gelb gefärbt zwischen den andern Zellen hervorleuchten.

Obgleich, bei schwacher Vergrößerung betrachtet, die Marksubstanz der Nebenniere beim Meerschweinchen gegen die Rinde scharf abgesetzt erscheint, wie es v. BRUNN (6) hervorhebt, liegen die Verhältnisse bei einer Beobachtung mit starker Vergrößerung doch wesentlich anders. Fig. 3 zeigt einen in MÜLLER-Formol gehärteten Schnitt, an dem sich die Marksubstanz sehr schön durch ihre Farbe von der umliegenden, nur sehr schwach gefärbten Rindenschicht abhebt. In diese bei schwacher Vergrößerung ziemlich kompakt aussehende, gelbe Masse sind aber eine große Anzahl von einzelnen Zellen und Zellgruppen eingestreut, die keine Chromfärbung annehmen.

An Schnittserien läßt sich ohne weiteres feststellen, daß die geschlossene Menge von Marksubstanz nur sehr klein ist, daß aber zahlreiche Züge derselben die Rindenschicht in verschiedenen Richtungen durchsetzen. An den Schnitten repräsentieren sich neben der Hauptmasse der Marksubstanz Längs-, Quer- und Tangentialschnitte dieser Ausläufer in großer Zahl. Sie erreichen in ihrer Mehrzahl zwar nicht die Kapsel, einige von ihnen setzen sich aber bis an diese fort und fallen dort als Gruppen gelb gefärbter Zellen auf, wenn die Nebenniere in Chromatgemischen gehärtet war. Fig. 1 zeigt an einem ungefärbten Schnitt neben den Zellen der äußersten Rinde auch Zellen, welche die Chromreaktion HENLES aufweisen und unmittelbar mit der Marksubstanz im Innern durch einen Pfeiler in Verbindung stehen, wie es sich in der Schnittserie nachweisen läßt.

Die von der Marksubstanz ausstrahlenden Markstränge anastomosieren untereinander. Man kann sich also die Marksubstanz als ein Reticulum vorstellen, dessen Maschen auch von Rindensträngen durchsetzt werden.

Wegen dieser innigen Verflechtung der Mark- und Rindenstränge ist eine scharfe Scheidung beider Substanzen in dem Sinne, daß nur im Zentrum des Organs Markschiebt vorliege, unmöglich. Die an sich schon ziemlich unregelmäßige Anordnung wird noch verwickelter, indem von der fibrösen Kapsel, die das ganze Organ einhüllt, größere Bindegewebsbündel eindringen oder nach RÄUBER (53) Bindegewebs-septa mit begleitenden Nerven und Gefäßen die Rinde einstülpen

und so Zellen der äußersten Rinde hineinziehen. Diese Bindegewebszüge lassen sich fast bis in die Marksubstanz verfolgen. Fig. 4 stellt einen eben beschriebenen Pfeiler dar, dessen Bindegewebe sich in feine Züge und Fasern auflöst und bis in die Marksubstanz eindringt.

3. Rindenschicht.

Im allgemeinen besteht die Rinde der Nebenniere aus einem bindegewebigen Netzwerk und darin liegenden Zellen. Die Anordnung derselben hängt im wesentlichen von der Beschaffenheit des Netzwerkes ab. Dieses zeigt bei verschiedenen Tierspecies eine variable Anordnung. Auch die Masse des Bindegewebes weist bei den einzelnen Species bedeutende Unterschiede auf. Gerade beim Meerschweinchen ist das bindegewebige Gerüst der Nebenniere schwach entwickelt, wie DOSTOJEWSKY (14) u. a. mitteilen.

Nach dem Verlauf des Bindegewebes und der Gefäße einerseits und nach den Verschiedenheiten der zelligen Elemente anderseits, teilte man die Nebennierenrinde bekanntlich in verschiedene Schichten.

ARNOLD (4) unterscheidet entsprechend dem Verlauf des Bindegewebes und der Gefäße drei Abschnitte an der Rinde, zu äußerst eine Zona glomerulosa, dann eine Zona fasciculata und endlich, an die Markschrift angrenzend, eine Zona reticularis. Mit wenigen Ausnahmen schlossen sich die Forscher dieser ARNOLDSchen Dreiteilung der Nebennierenrinde an. So EBERTH (15), der die Rinde ebenfalls in drei Abschnitte sondert, wobei er außen und innen Zellnester (Parenchymkörper) unterscheidet, zwischen denen Stränge von Rindenzyklindern verlaufen. Auch v. BRUNN (6) schließt sich im wesentlichen der Anschauung ARNOLDS für die Meerschweinchennebeniere an und beschreibt in der Zona glomerulosa Zellgruppen in gemeinsamer, bindegewebiger Hülle. Sehr eingehend behandelt PFAUNDLER (51) die Säugernebeniere und statuiert bezüglich der Anordnung des Gewebes einen streng radiären Bau, der nicht bei allen Species gleich gut ausgeprägt erscheint, wie z. B. beim Meerschweinchen. PFAUNDLER äußert sich über die Einteilung in Schichten folgendermaßen: »In den jetzt körperlich gedachten, durch breite Lamellen gebildeten Fächern, die einerseits durch die Kapsel verschlossen sind, anderseits gegen das Mark sich öffnen, liegen folgende, durch Rindenzellen aufgebaute Formen:

- 1) An der Kapsel kuppelförmig geschlossene Hohlzylinder,
- 2) durch Halbkuppen abgegrenzte Rinnen,
- 3) massive, bandartige Stränge.

Außer den früher genannten Forschern sind als Anhänger der Einteilung ARNOLDS unter andern noch HULTGREN und ANDERSSON (81) und FÉLICINE (19) hervorzuheben.

Eine in manchen Punkten abweichende Anschauung vertritt KÖLLIKER (32, 33), indem er keine scharfe Scheidung in bestimmte Regionen ausspricht, vielmehr gerade und gewunden verlaufende Zellstränge (Rindenzyylinder) im bindegewebigen Netzwerk der Nebenniere beschreibt. ECKER (17) dagegen ist der Ansicht, daß die Nebennierenrinde von Zellschläuchen gebildet wird, die von einer strukturlosen Membran umgeben, von Fett, Plasma und Zellen erfüllt sind; getrennt werden diese Schläuche durch feinere und gröbere Bindegewebsbündel. Bezüglich der Existenz einer strukturlosen Membran schlossen sich in der Folge die Mehrzahl der Autoren den Ausführungen KÖLLIKERS an.

HENLE nimmt einen vermittelnden Standpunkt ein, indem er in der Nebennierenrinde ein bindegewebiges Netzwerk beschreibt, in dem außen und innen Zellhaufen liegen, die vielleicht einen gewundenen Verlauf nehmen, dazwischen in der Mitte der Rinde gestreckte Zellschläuche und -zylinder, die teilweise membranlos, teilweise von einer Membran umgeben sind.

GUYEYSSE (28) teilt die Nebennierenrinde des Meerschweinchens in vier Abschnitte, indem er die *Zona fasciculata* ARNOLDS abermals in zwei Partien zerlegt, in eine »couche spongieuse oder partie externe« und in eine »couche fasciculée oder partie interne«.

Nach meinen eignen Befunden lege ich der folgenden Darstellung eine Einteilung zugrunde, die auf der Zusammengehörigkeit gewisser Zellkomplexe fußt. Unter dieser Zusammengehörigkeit verstehe ich das ständige, dem Verbrauch entsprechende Hervorgehen gewisser Zellen aus Bildungszellen, wobei die im fertigen Zustande ganz verschieden aussehenden Zellen durch Übergänge mit diesen verbunden erscheinen. Natürlich sind die Abschnitte, in denen sich Regenerationsvorgänge dieser Zellen mit großer Wahrscheinlichkeit abzuspielen scheinen, als zu diesen Zellkomplexen gehörig aufzufassen. Bei diesem Einteilungsprinzip spielt das Bindegewebe gar keine Rolle. Ich betrachte es lediglich als Stützgerüst des Organs und lege ihm für die Trennung in Schichten keine Bedeutung bei.

Wie sich aus dem Späteren ergeben wird, besteht zwischen den

Zellen der Zona glomerulosa ARNOLDS, der couche spongieuse und dem äußeren Teil der couche fasciculée von GUIEYSSE ein sehr inniger Zusammenhang. Dementsprechend gehören diese Abschnitte zusammen und ich benenne sie als »äußere Rindenschicht« der Meerschweinchennebenniere, der ich die übrigen Partien der Rinde, also den Rest der couche fasciculée und die Zona reticularis, als »innere Rindenschicht« gegenüberstelle.

Anklänge an die von mir aufgestellte Einteilung finde ich in der Literatur bei CREIGHTON (10), indem der genannte Forscher nur die Zona glomerulosa ARNOLDS als Rinde bezeichnet und den übrigen Schichten entgegengesetzt, nachdem sich zwischen den Zellen dieser Partien keine Übergänge finden.

Auch GUARNIERI et MAGINI (27) sprechen von zwei Rindenschichten, doch konnte ich in ihren Untersuchungen nicht genau feststellen, wie weit jede Schicht reicht, zumal sie von Übergängen zwischen den einzelnen Abschnitten berichten.

A. Zellen der äußeren Rindenschicht.

Gleich an dieser Stelle gebe ich einen Überblick der in der Literatur vorhandenen Angaben über die Zellstrukturen der Gesamtrinde der Meerschweinchennebenniere. Dabei fanden die für andre Tiere angegebenen Befunde nur geringe Berücksichtigung.

Im allgemeinen bezeichnet man die Rindenzellen der Nebenniere als polygonale oder rundliche Zellen, die gegeneinander abgeplattet sein können. Die Form und Größe derselben unterliegt einigen Schwankungen, je nachdem sie in verschiedenen Abschnitten der Rinde liegen und verschiedenen Tierspecies angehören. Der Kern tritt mehr oder minder deutlich hervor. [Vgl. ARNOLD (4), HENLE (29, 30), KÖLLIKER (33), MOERS (47) u. a.]

GUARNIERI et MAGINI (27) geben für das Meerschweinchen in der äußeren Rinde der Nebenniere lange, zylindrische Zellen mit zentral gelegenen Kern an. Das Protoplasma derselben zeigt an der Kern- und Zellperipherie die kleinsten Maschen. Die Zellen der inneren Rinde sind polygonal und unregelmäßig mit einem nucleoloreichen Kern und einem sehr feinmaschigen Protoplasmanetz. Die Zellgröße nimmt gegen die Mitte der Drüse ab.

DOSTOJEWSKY (14) schreibt: »Die Zellen ordnen sich beim Kaninchen, und dem Meerschweinchen dem Bau des Stroma gemäß gleichförmig über die ganze Rindensubstanz in langer Reihe an, besitzen jedoch nicht in allen Teilen dieselbe Form und dieselben

chemischen Eigenschaften.« Dicht unter der Kapsel sind sie von geringer Größe, mit homogenem Protoplasma und je einem Kern. Die Zellen enthalten beim Meerschweinchen eine sehr große Anzahl von Körnchen, die sich mit Osmium nicht schwärzen, aber in Äther lösen. Die Verteilung ist beim Meerschweinchen eine gleichmäßige über die ganze Rinde. Nach Einschluß in Kanadabalsam verschwinden diese Gebilde und es bleibt in der Zelle ein Fachwerk zurück. Demnach ist dieses Gitterwerk nicht der Ausdruck einer Protoplasmastruktur sondern nur eine Folge der Auflösung des Zellinhalts. DOSTOJEWSKY berichtet weiter: »Natürlich schließt das nicht die Möglichkeit aus, daß das Protoplasma selbst seinerseits, wie man es heutzutage für jedes Protoplasma annimmt, aus Fäden und Interfilarmasse zusammengesetzt sei.«

PFAUNDLER (51) beschreibt die Zellen der Rinde mit Ausnahme derjenigen der Zona reticularis als kubisch oder polygonal mit lockerem Protoplasmanetzwerk und rundem Kern. In der innersten Partie sind die Zellen mehr abgeplattet und länglich, mit einem feingenetzten Protoplasma.

In neuester Zeit berichtet WIESEL (61) über interessante färberrische Erscheinungen der einzelnen Zellgruppen der Rindensubstanz der menschlichen Nebenniere. Nach WIESEL wird bei der Färbung mit polychromem Methylenblau und Differenzierung in 33prozentiger Tanninlösung nach UNNA (60), bei den Zellen der Zona glomerulosa sowohl Protoplasma als Kern blaugefärbt. In der inneren Zona fasciculata und reticularis erscheint ein Teil der Zellen mit intensiv blau gefärbtem Protoplasma und Kern, während ein anderer Teil derselben ein hellblaues Cytoplasma mit einem roten Kern aufweist. Diese verschieden gefärbten Zellen liegen regellos nebeneinander. Nach UNNA sind blau gefärbte Kerne basisch, rot tingierte dagegen sauer. Weiter schildert WIESEL dreieckige bis halbmondförmige Zellen, die sich mit Schleimfarben distinkt färben.

Ich versuchte die UNNASche Färbung an der Meerschweinchennebenniere, bekam aber keine eindeutigen Resultate, die mir einen Schluß gestattet hätten. Die Unterschiede in der Färbung waren minimal. Im allgemeinen konnte ich nur feststellen, daß die Zellkerne meiner äußeren Schicht rein blau waren, während die Kerne der Zellen der inneren Schicht einen mehr violetten Farbenton zeigten.

GULEYSSE (28) bringt über Strukturverhältnisse der Zellen der Meerschweinchennebenniere bei verschiedenen physiologischen Zu-

ständen sehr detaillierte Angaben, weshalb es notwendig ist, darauf näher einzugehen. Nach GUIEYSSE gehen die gewunden verlaufenden Glomerulosazylinder in die gestreckt ziehenden Fascicularisstränge über. Die Zellen der Glomerulosa sind die kleinsten der ganzen Nebenniere, ihr größter Durchmesser beträgt 10—12 Mikren. Ihr Protoplasma erscheint dicht und homogen und nimmt sehr begierig Eosin, überhaupt Plasmafarbstoffe auf. Mit Eisenlack färbt es sich nur wenig. Nach der wabigen Beschaffenheit des Protoplasmas der Zellen der couche spongieuse bezeichnet GUIEYSSE die Zellen derselben als Spongiocyten. Wie schon angedeutet, besteht das Protoplasma der Spongiocyten aus feinen Bläschen, die Flüssigkeit einschließen, mit einem Schwamme vergleichbar. Die HEIDENHAINsche Eisenlackfärbung deckt ihre Struktur sehr gut auf. Das Protoplasma erscheint an der Peripherie dichter und bildet gleichsam eine Hüllmembran. Die Kerne sind von verschiedener Größe und enthalten bald viele, bald wenige Körnchen. Die Zellen der couche fasciculée beschreibt GUIEYSSE als etwas kleiner wie die der früheren Schicht, mit ein bis zwei Kernen. Das Protoplasma ist dicht und schwach granuliert, häufig um den Kern stark verdichtet. Einige Zellen nehmen Eosin begierig an, während nebenliegende sich nur schwach färben. Für den Kern gilt das gleiche wie für den der Zellen aus der früheren Schicht. GUIEYSSE berichtet dann über Details, die bei Eisenlackpräparaten besonders auffallen. Es sind dies vor allem die siderophilen Körper, Gebilde, die Linien und Verzweigungen bilden, Massen, welche in der Nähe des Kernes liegen, Scheibchen mit hellem Zentrum. Sie sind in dieser Schicht in so enormer Menge vorhanden, daß an Eisenlackpräparaten diese Partie der Drüse ein dunkles Aussehen hat. GUIEYSSE weist noch auf eine gewisse Beziehung zwischen der Menge der siderophilen Körper und den Chromatingehalt des Kernes hin. Je weniger siderophile Körper in der Zelle sind, um so dunkler gefärbt erscheint der Kern.

Ergebnisse der eignen Untersuchungen¹.

Die äußere Rindenschicht setzt sich aus den größten und kleinsten Zellen der Nebenniere zusammen. Die in der Nähe der

¹ Wegen der schwankenden Größe der Zellen unterlasse ich Angaben von absoluten Zahlenwerten für die Zelldurchmesser. Nicht nur, daß die Größe der Zellen der Nebenniere bei ein und demselben Tier Unterschiede aufweist, auch der Vergleich der Zellen zweier Tiere derselben Species ergibt häufig sehr beträchtliche Differenzen in der Größe derselben.

fibrösen Kapsel liegenden Zellen haben ein dichtes, feinkörniges Protoplasma, dessen färberische Eigentümlichkeiten auffallend sind. Wie bereits mitgeteilt, färbt es sich mit Eosin sehr stark. Ein Blick auf die Fig. 13 läßt uns so ziemlich alles erkennen. In der Mitte dieses, teilweise vom Bindegewebe eingescheideten Zellstranges, der sich nach links fortsetzt, sehen wir die soeben erwähnten Zellen mit feinkörnigem Protoplasma, welches bereits die ersten Anfänge einer Vacuolenbildung aufweist. Diese ersten, kleinen, hell erscheinenden Lücken treten unregelmäßig, mitten im Protoplasma auf, vermehren sich dann und füllen als kreisrunde, helle Vacuolen dasselbe ganz aus. Bei der Eisenlackfärbung zeigen diese einen hellgrauen Farbenton, der mit der Größe der Vacuole immer lichter wird.

Allmählich, durch Vergrößerung der Vacuolen, entstehen aus diesen Zellen die »Spongioeyten« GUIEYSSÉS. Ich acceptiere den Namen »Spongioeyt« nur insofern, als ich darunter Zellen verstehe, die infolge ihrer physiologischen Tätigkeit eine starke Vacuolisierung zeigen, ohne daß damit ein Artmerkmal dieser Zellen verbunden wird. In diesem Sinne werde ich die Bezeichnung »Spongioeyt« gebrauchen, einerlei, ob die Zelle der äußeren, inneren oder Markschiicht angehört.

Mit der Zunahme der Vacuolenbildung geht eine Vergrößerung der ganzen Zelle einher. Der Verlauf der Zellstränge wird ein gerader und wir haben dann den Abschnitt der Nebenniere vor uns, den GUIEYSSÉ »couche spongieuse« nennt. Das Plasma der Zellen dieser Region ist vollständig von großen Vacuolen durchsetzt. An den Berührungsstellen derselben sehen wir mit Eisenlack schwarz gefärbte Verdickungen, wie es Fig. 34a illustriert. Derartigen Bildungen kann ich keine Bedeutung beilegen, da es hinlänglich bekannt ist, daß bei Eisen-Hämatoxylinfärbungen an solchen Stellen größere Farbstoffmassen abgelagert werden. Gewicht legen möchte ich aber auf Bildungen, wie sie in Fig. 29 an der Grenze einiger Vacuolen zu beobachten sind. Dieses Präparat verweilte nur sehr kurze Zeit in der Eisenbeize und in der Hämatoxylinlösung und wurde stark differenziert. Das Protoplasma zwischen den Vacuolen ist dementsprechend fast ungefärbt. An einzelnen Stellen gewahrt man aber tiefschwarze, kleinste Körnchen, die am Rande der Vacuolen zu liegen scheinen.

Ganz gleiches sehen wir an der Zelle in Fig. 15, die ungefärbt ist. Auch hier scheinen sich Körnchen am Vacuolenrande zu befinden. Nichts von dem gewahren wir in der Zelle der Fig. 14, wo

die Zelleinschlüsse durch Osmierung einen braungrauen Farbenton angenommen haben. Es dürfte sich also bei diesen Körnchen um Rückstände vom Zellinhalte handeln, die sich bei der weiteren Behandlung nicht lösen. Diese Annahme rechtfertigt auch der Umstand, daß ich diese schwarzen Körnchen nur dann nachweisen konnte, wenn die Zellen ihrer Einschlüsse beraubt waren. Diese Gebilde vermißte ich in der embryonalen Nebenniere und in den wenig oder noch gar nicht vacuolisierten Zellen des erwachsenen Organs.

Wie ich beiläufig erwähnte, nimmt die Vacuolenbildung gegen das Innere der äußeren Rindenschicht wieder ab. Wir sehen hier ein Verhalten der Zellen, welches ganz dem derjenigen der periphersten Partien gleicht.

Die Kerne der Zellen der äußeren Rindenschicht sind kreisrund oder leicht oval. Mit Eisenlack erscheinen sie bald tief schwarz, bald weniger gefärbt. Gewöhnlich zeigen sie ein ausgebildetes Karyomitom mit Nucleolen in größerer oder geringer Anzahl. Im allgemeinen nimmt die Kerngröße mit der Vacuolisierung zu. Des öftern zeigen auch Spongicyten einen verhältnismäßig kleinen Kern, was besonders im inneren Viertel der äußeren Rindenschicht auffällt. Diese Kerne färben sich dann dunkler.

Eine gewisse Gesetzmäßigkeit zeigt sich beim Auftreten von Teilungserscheinungen. Diese sah ich in den äußersten Partien unter der Kapsel. Hier findet die Teilung beim erwachsenen Tiere vorzugsweise auf amitotischem Wege statt, da ich nur in vereinzelten Fällen normalerweise Mitosen beobachten konnte. Spongicyten traf ich niemals in Teilung. Für die innersten Partien der äußeren Rinde kann ich das Vorkommen von Amitosen nicht unbedingt ablehnen, da ich, wenn auch nicht häufig, zwei Kerne nahe nebeneinander in einer Zelle vorfand. Mitotische Teilungsvorgänge konnte ich jedoch hier niemals beobachten.

In der Literatur finden sich gelegentlich Angaben über Befunde von indirekter Teilung in der Nebennierenrinde. So berichtet CANALIS (7) über das hauptsächlichliche Auftreten der Mitosen in der äußeren Rindenzone.

Auch FÉLICINE (19) beobachtete zahlreiche Karyokinesen in der Zona glomerulosa.

Unter abnormen Verhältnissen kann man sehr häufig das Auftreten von mitotischen Zellteilungen in der äußersten Rindenschicht konstatieren. Bei Inanitionstieren (Meerschwein-

chen) fand ich zahlreiche Mitosen in der äußeren Rinde, welche Beobachtung früher schon MARTINOTTI¹ machte. CANALIS (7) weist auf das Zunehmen der Mitosen nach Verletzungen der Nebenniere des Kaninchens in der Zona glomerulosa hin.

Wie ich früher mitteilte, konnte ich nur selten beim erwachsenen Tier in der äußeren Rinde der Nebenniere Mitosen nachweisen. Amitotische Kernteilungsbilder sah ich dagegen häufig. Fig. 23 stellt zwei Zellen der äußersten Rindenschicht dar, deren Kerne sich in direkter Teilung befinden. Dabei läßt das Protoplasma eine mehr strahlige Anordnung erkennen. Auch sind beide Zellen etwas größer als die umliegenden. Die Annahme der direkten Kernteilung stützen auch Befunde von zwei Kernen in einer Zelle, wie wir sie häufig an verschiedenen Stellen der äußersten Rindenschicht machen können.

Anders liegen die Verhältnisse in der jungen und embryonalen Nebenniere des Meerschweinchens, wo die Teilung ausschließlich auf mitotischem Wege vor sich zu gehen scheint.

Über das Auftreten amitotischer Kernteilungen in der Meerschweinchennebeniere ist meines Wissens bisher nichts mitgeteilt. Es erscheint mir nicht unpassend, über den Wert der direkten Kernteilung für die Regeneration des Gewebes an dieser Stelle einige Bemerkungen einzuflechten, die vielleicht in gewissem Sinne zur Lösung der Frage nach der Funktion der Nebenniere mit benutzt werden könnten.

W. FLEMMING (20) äußert sich sehr vorsichtig bei der Beantwortung der Frage, ob die nach amitotischer Teilung entstandenen Teile sich wieder mitotisch teilen können und zur Regeneration beitragen. Der genannte Forscher negiert bei Leucocyten, die sich amitotisch geteilt haben, das spätere Auftreten von Mitosen, indem er schreibt: »Wenn sich also Leucocyten mit Fragmentierung ihrer Kerne teilen, so würden hiernach die Abkömmlinge dieses Vorgangs nicht mehr zeugungsfähiges Material sein, sondern zum Untergang bestimmt, obwohl sie zunächst noch lange in den Geweben und Säften weiter leben könnten.«

Auch H. E. ZIEGLER (62) bestätigt vollinhaltlich FLEMMINGS Anspruch. In den weiteren Ausführungen kommt ZIEGLER zur allgemeinen Hypothese, »daß bei den Metazoen die amitotische Kernteilung (vorzugsweise, vielleicht ausschließlich) bei solchen Kernen vorkommt, welche einem ungewöhnlich intensiven Sekretions- oder

¹ Zitiert nach HULTGREN und ANDERSSON (31).

Assimilationsprozeß vorstehen«. Bezugnehmend auf die Befunde von NISSEN und KORSCHOLT sagt ZIEGLER: »In Zellen, welche typische Drüsenzellen sind, ist die amitotische Kernteilung nicht selten¹. Drüsenzellen, in denen eine energische Sekretion stattfindet, haben stets einen großen Zelleib und in der Regel einen großen Kern², welcher niemals mehr mitotische Teilungen eingeht; wenn amitotische Teilung des Kerns eintritt, so folgt gewöhnlich keine Zellteilung nach.«

O. VOM RATH (54) berichtet über die amitotische Vermehrung der Stütz- und Randzellen im Hoden und bestätigt die Angaben ZIEGLERS (vgl. auch die Abhandlung von ZIEGLER und VOM RATH [63] über amitotische Kernteilungen bei Arthropoden).

Gegen die Annahme von ZIEGLER werden hauptsächlich Befunde von direkten Kernteilungen bei Protozoen angeführt, die entweder mit indirekten Teilungen alternieren oder ausschließlich zur Vermehrung der Tiere dienen. In neuerer Zeit mehren sich die Angaben in der Literatur über das Auftreten von Amitosen in Zellen der höheren Tiere, bei denen die Abkömmlinge der Amitosen beständig sein sollen.

In der Nebenniere muß durch Amitose ein lebenskräftiges Zellmaterial entstehen, das wesentlich zur Regeneration des Gewebes beiträgt, denn wir finden nur selten mitotische Teilungen.

Die früher mitgeteilten biologischen Befunde ZIEGLERS über die Bedeutung der Amitose für physiologische Vorgänge auf die Nebenniere bezogen, vermögen die jetzigen Anschauungen über die Funktion dieses Organs zu stützen. ZIEGLER (62) nimmt hauptsächlich bei solchen Kernen amitotische Teilungen an, die einer intensiven Sekretions- oder Assimilationstätigkeit vorstehen. Im allgemeinen ist man der Ansicht, daß die Nebenniere oder wenigstens ihre Rinde sekretorisch tätig sei, zu mindest Produkte liefere, die in die Blutbahn abgegeben würden. Auf die Natur dieser Stoffe hier einzugehen, ist überflüssig. Ich unterlasse auch die Aufführung der diesbezüglichen Literatur, da ich nur so nebenbei die Funktion der Nebenniere berühre. In letzter Zeit faßt FÉLICINE die Tätigkeit der Nebenniere wieder dahin auf, daß sie gewisse Stoffe aus dem Blute aufnehme. Demnach entfalten ihre Zellen gewissermaßen eine assi-

¹ NISSEN, Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXVI. 1886.

² KORSCHOLT, Über die Bedeutung des Kerns für die tierische Zelle. Sitzungsber. d. Gesellsch. naturf. Freunde zu Berlin. 1887. S. 127.

milierende Tätigkeit. Unsre Kenntnisse von dem Wert der Amitose kann jede der beiden Funktionstheorien zu ihren Gunsten auffassen. Eine Entscheidung dieser Frage muß nach meinem Dafürhalten einstweilen noch unterbleiben, da jede der beiden Theorien vieles für sich und manches gegen sich hat.

Über die vermutliche Regeneration des Gewebes der äußeren Rinde dürfen wir uns etwas präziser ausdrücken, und die bisher gefundenen Tatsachen erlauben folgende Annahme:

Die Bildungsstätte für die Zellen der äußeren Rinde der Meer-schweinchennebeniere liegt in den periphersten Rindenpartien, wo wir neben spärlichen Mitosen zahlreichere Amitosen vorfinden. Von dort her erfolgt die hauptsächliche Gewebsregeneration. WIESEL (61) bezeichnet die Zona glomerulosa, also die äußerste Partie der Rinde, geradezu als Wachstumszone. In den inneren Abschnitten der äußeren Rindenschicht findet eine ausgiebige Zellregeneration statt, worauf die kleinvacuolisierten Zellen hinweisen.

Da ich, meiner eingangs gegebenen Definition der äußeren Rindenschicht entsprechend, diese als spezifischen, streng charakterisierten Abschnitt der Nebennieren bezeichne, erscheint es passend, auch die Einschlüsse der ihn aufbauenden Zellen für sich näher zu beleuchten.

Ein Teil der Forscher sieht in den Einschlüssen der Rindenzellen hauptsächlich Fett und Pigment, während die andern von Pigment und fettähnlichen Substanzen sprechen. Daneben finden wir eine vermittelnde Auffassung, die Fett neben fettähnlichen Substanzen und Pigment in den Rindenzellen auftreten läßt. Ein kurzer Literaturauszug soll das Gesagte erhärten.

KÖLLIKER (l. c.) spricht der Nagernebeniere besonderen Fettreichtum zu.

FREY (22) erwähnt das Vorkommen von Fetttröpfchen in der Nebenniere.

Weiteres berichten über einen größeren oder geringeren Fettgehalt ARNOLD, HENLE, GOTTSCHAU, RÄUBER u. a.

v. BRUNN (6) stellt das Auftreten von Fett in Abrede. Wohl findet er in den äußeren Rindenpartien glänzende Körnchen, die sich weder mit Osmiumsäure schwärzen, noch in mit Essigsäure versetztem Ather löslich sind, was gegen ihre Fettnatur spricht.

Dieser Anschauung schließen sich PFAUNDLER (51) u. a. an. Im allgemeinen rechnete man, entsprechend den Reaktionen, diese Substanzen zu fettähnlichen Körpern.

ALEXANDER (3) vermutet in den Vacuolen Lecithin, was neuerdings MULON (49) direkt zu beweisen sucht. HULTGREN und ANDERSSON (31) nehmen als Ursache für die größere Löslichkeit der osmierten Rindenkörner als Körperfett einen vermehrten Lecithingehalt an.

MOERS (47) teilt die Zelleinschlüsse in zwei verschiedene Substanzen, von denen er einen Teil für Fett erklärt, den andern für eine Substanz, die sich in Äther und Alkohol nicht löst, von gelblicher Farbe ist und auf Zusatz von Essigsäure und Alkalien blasser wird, sich aber darin nicht löst. Die Nebenniere der Nager sei besonders reich an solchen Einschlüssen.

Nach GUIEYSSE (28) enthält die Nebenniere des Meerschweinchens sehr beträchtliche Mengen von Fett, die sich über die ganze Rinde ausdehnen. In der Zona glomerulosa sind die Fetttropfen groß und wenig zahlreich, während es in der »couche spongieuse« in den Spongioeyten nur sehr kleine Tröpfchen bildet, die in dem protoplasmatischen Gitterwerk und nicht in den Maschenräumen liegen. Die »couche fasciculée« enthält ebenfalls nur sehr geringe Fettmengen, die in Form größerer Tropfen erscheinen. Die Zona reticularis sei sehr fettreich und dieses habe die Form mittelgroßer Tröpfchen. Die Spongioeyten sollen ein flüssiges Sekret bilden, das in den Vacuolen derselben enthalten sei. Dieses Sekret stellt nach GUIEYSSE ein Lösungsmittel für die festen Produkte oder Einschlüsse der inneren Zellen dar.

Meine Untersuchungen über die Einschlüsse der äußeren Rindenzellen sind keineswegs abgeschlossen, doch lieferten sie Ergebnisse, auf Grund deren ich über ihre Natur doch einiges aussagen kann. Fett finden wir in einzelnen Zellen in Form größerer oder kleinerer Tröpfchen in der ganzen Nebenniere. Der Fettgehalt der Meerschweinchennebeniere ist, nach den Bildern mikroskopischer Präparate zu beurteilen, ein ziemlich großer. Die Fetttropfen schwärzen sich in osmierten Schnitten nach Alkoholbehandlung und unterscheiden sich in nichts von dem übrigen Körperfett. Sie nehmen an Zahl und Größe sehr bedeutend ab, wenn man Meerschweinchen längere Zeit hungern läßt. Bei diesen Tieren können die Inanitionsversuche nur über eine kurze Zeit ausgedehnt werden, da sie nicht sehr lange ohne Nahrung zu leben vermögen. Auch das kräftigste Meerschweinchen ging bei meinen Versuchen längstens nach 12 Tagen ein. Das Körperfett war während dieser Zeit noch nicht aufgebraucht und zeigte nur eine beträchtliche Abnahme. In den Nebennieren hungernder Tiere waren auch die Vacuolen der Spongio-

cyten etwas verkleinert. Für die von mir als Fett bezeichneten Einschlüsse führe ich noch die distinkte Rotfärbung mit Sudan III und die Blaufärbung mit Cyanin an.

Fetttröpfchen bilden aber nur einen verhältnismäßig geringen Teil der Einschlüsse der äußeren Rindenzellen.

Die Hauptmasse derselben gehört vielmehr einer Substanz an, die dem Fett wahrscheinlich nahe steht, sich aber durch gewisse Reaktionen unterscheidet. In frischem Zustand erscheint sie in Form stark lichtbrechender Kügelchen. Diese nehmen in Osmiumsäure eine braungraue Farbe an (ALEXANDER [3]) und lösen sich in Äther nicht (v. BRUNN [6]). Mit Sudan III und Cyanin färben sie sich schwach rot resp. blau wie der Grund der Zelle. Die ganze Färbung ist diffus. Behandelt man in HERMANN'S Gemisch gehärtete Schnitte, die mit der Celloidinmethode hergestellt wurden, durch 14 Tage mit Tereben, so ist das Körperfett noch an seiner Schwarzfärbung zu erkennen, während die fettähnlichen Tröpfchen gelöst erscheinen. An ihrer Stelle bleibt ein der Vacuolenwand anhaftendes, schwarzes Körnchen übrig. Fig. 15 zeigt bei *b* derartige Körnchen, während Fig. 14 einen Spongioeyten aus der äußeren Rindenschicht darstellt, dessen Vacuolen von der fettähnlichen Substanz erfüllt sind. Die Zelle in Fig. 15 enthält noch ungelöste, dunkle Tropfen, die sich dem übrigen Körperfett entsprechend verhalten.

Zusammenfassend läßt sich die Struktur der äußeren Rindenzellen folgendermaßen skizzieren:

Das Protoplasma der außen gelegenen Zellen ist homogen oder mäßig vacuolisiert. Nach innen nimmt die Vacuolisierung zu und erreicht im zweiten Drittel dieser Schicht bei den Spongioeyten ihr Maximum. Dann nimmt sie wieder ab. Der Kern der äußeren Rindenzellen ist kreisrund oder leicht oval mit einem mehr oder minder gut sichtbaren Karyomitom und mit eingeschlossenen Chromatinbröckchen verschiedener Größe und Zahl. Im allgemeinen haben die Spongioeyten einen größeren Kern. Unter normalen Verhältnissen findet eine Zellvermehrung nur in den periphersten und innersten Regionen dieser Schicht statt, wo die Zellleiber am wenigsten vacuolisiert sind. Mitosen konnte ich beim erwachsenen Tier nur in den äußersten Partien und auch da nur selten sehen. Amitotische Kernteilung findet man dagegen häufiger in den oben bezeichneten Abschnitten. Obwohl ich bei direkten Kernteilungen Einschnürungen des Zellleibes nicht beobachten

konnte, muß doch eine Zellvermehrung durch Amitose angenommen werden, da im Verhältnis zum Verbrauch an Zellen viel zu wenig Mitosen nachweisbar sind.

B. Zellen der inneren Rindenschicht¹.

Neben und zwischen den Zellen der äußeren Rindenschicht, in ihren innersten Partien, liegen Zellen, die durch ihren Gehalt an Körnchen auffallen und von denen der äußeren Schicht wesentlich verschieden sind. Alle Körnchen führenden Zellen rechne ich zur inneren Rindenschicht. Zwischen diesen und den Zellen der äußeren Rindenschicht kann ich keine Übergänge finden, was eben auch für die gesonderte Stellung der inneren Rindenschicht mit der Markschiicht spricht.

Die Form der zelligen Elemente der inneren Rindenzone ist im allgemeinen polygonal, zylindrisch, gegen das Mark hin vielleicht ein wenig abgeplattet. Ihre Größe unterliegt ziemlich bedeutenden Schwankungen, die im wesentlichen mit der Menge der Einschlüsse übereinstimmen, so daß ganz allgemein die größten Zellen die meisten Körnchen enthalten. Das Cytoplasma derselben hat entweder eine feinkörnige, mehr homogene Beschaffenheit mit beginnender Vacuolenbildung oder ist von zahlreichen kleinen Vacuolen durchsetzt. Diese erreichen niemals die Größe derjenigen der Spongocyten. Hier und da zeigt eine Zelle wenige, sehr große Vacuolen, die von Fett erfüllt sind (vgl. Fig. 30a). Die Mehrzahl der Kerne ist kreisrund oder mäßig oval, einige haben auffallende Formen. Ab und zu findet man Kerne, die im feinvacuolisierten Cytoplasma liegen und eine unregelmäßige Gestalt aufweisen. Eisenlack färbt sie gleichmäßig schwarz ohne erkennbare Strukturen, wie in Fig. 22. Eine der Kerngröße entsprechende, helle Vacuole mit schwach gefärbtem Kontur befindet sich in der Nähe derselben. Wieder in andern Zellen hat sich die färbbare Substanz des Kerns an einer Stelle zusammengeballt und ein von einer schwarzen Linie begrenzter, mit kleinen Bröckelchen erfüllter Hohlraum resistiert, wie es Fig. 21, 31 und 32 veranschaulichen. Bei andern Kernen hat man den Eindruck, als träte das Chromatin aus der Kernmembran aus (Fig. 18). In manchen Zellen findet man an Stelle eines Kernes einen schwarz gefärbten Fleck, wie in Fig. 17. Des öftern erscheint der Kern von

¹ Bezüglich der Literatur verweise ich auf den früheren Abschnitt.

einer hellen Areole umgeben, wie es Fig. 19 wiedergibt. Diese Erscheinung möchte ich auf eine mangelhafte Fixierung zurückführen. Besondere Erwähnung verdient das merkwürdige Verhalten des Kerns der in Fig. 30 abgebildeten Zelle. Hier macht der gefärbte Kernanteil den Eindruck einer hohlen Halbkugel, an deren Wand das Chromatin in Form von Kügelchen und feinsten Körnchen liegt. Gegenüber befindet sich eine Gruppe von feinen und feinsten Granulationen, die eine mehr strahlige Anordnung zeigen. Sie scheinen von einer schwach gefärbten, zarten Membran eingeschlossen, die sich mit der Hohlkugel verbindet. Wenn man stark differenziert, bleiben nur 1—2 Granula gefärbt, die eventuell für ein Centrosoma gehalten werden können. Die oben beschriebenen Kernformen könnte man als Anzeichen karyolytischer Vorgänge auffassen. Bemerkenswert ist aber die Tatsache, daß derartige Kernbilder in großer Anzahl in Nebennieren von Meerschweinchen gefunden werden, die einer Diphtherie- oder Cholerainfektion erlagen. Wie aus den Ausführungen des nächsten Abschnittes zu entnehmen ist, scheint bei derartigen Infektionen, die mit Giftbildungen einhergehen, die Tätigkeit der Nebenniere aufs höchste gesteigert zu sein, worauf die zahlreichen Spongocyten im Mark hindeuten. Auch ist die Menge der Körnchen in den inneren Rindenzellen bedeutend vermehrt. Ich möchte aus diesen Gründen in dem Auftreten dieser absonderlichen Kernformen nicht Zeichen karyolytischer Prozesse erblicken, vielmehr dieselben mit einer gesteigerten Tätigkeit in Zusammenhang bringen.

Wie ich früher erwähnte, enthalten die Zellen dieser Schicht spezifische Einschlüsse, die besonders durch ihr Verhalten gegen Chromatlösungen auffallen. HULTGREN und ANDERSSON (31) beschreiben in den Zellen der inneren Rindenschicht der Nebenniere von Katzen und Kaninchen Körnchen, die sich in Chromatlösungen gelb, mit Eisenlack schwarz färben. Auch DOSTOJEWSKY (14) schildert ein Übergreifen der Braunfärbung der Marksubstanz auf die Rinde bei längerer Einwirkungsdauer.

CIACCIO (9) beschreibt in diesen Zellen Einlagerungen von verschiedener Größe, die sich mit Eisenhämatoxylin schwarz färben, und bildet mehr oder weniger mit solchen Granula erfüllte Zellen ab, deren Füllung er mit Sekretionsstadien in Zusammenhang bringt.

Ich glaube auch, die von GUIEYSSE (28) als siderophile Körper bezeichneten Körnchen der Zellen der Zona reticularis mit diesen Körnchen identifizieren zu dürfen.

Wegen der Eigenschaft dieser Körnchen, sich in Chromatlösungen zu bräunen, werde ich sie im folgenden als »chromophile Körnchen« bezeichnen, entsprechend der alten Nomenklatur STILLINGS (58, 59). Dieser Forscher nannte die sich in Chromatlösungen bräunenden Zellen des Nebennierenmarkes »chromophile Zellen«. Bei diesen ist, wie wir später sehen werden, die Chromreaktion ebenfalls an Körnchen gebunden, die denen der inneren Rindenzellen gleichzustellen sind. Der Name »chromophile Körnchen« ist daher mehr als eine neue Bezeichnung, indem er gleichzeitig den Hinweis einer innigen Zusammengehörigkeit der inneren Rindenschicht und der Markschiebt der Nebenniere enthält, auf den auch PFAUNDLER (51) mit folgenden Worten hindeutet: »Die Braunfärbung erstreckt sich, wie DOSTOJEWSKY im Gegensatze zu v. BRUNNS Angabe bemerkt, manchmal auch auf die Zellkerne, sowie bei längerer Einwirkung auch auf die Rindenzellen.

Demnach scheint, daß jener Stoff, welchen DOSTOJEWSKY als Ursache der Färbung annimmt, und welcher höchstwahrscheinlich in Beziehung zur physiologischen Leistung der Organe steht, sowohl in der Rinde als im Mark enthalten ist.«

Nach den Angaben in der Literatur, die ich nur bestätigen kann, und nach den eignen Befunden lassen sich die chromophilen Körnchen durch folgende Eigenschaften charakterisieren: Sie färben sich in Chromatlösungen braungelb, in Osmiumsäure graubraun und mit Eisenlack nach BENDA schwarz. Beim Meerschweinchen wies ich sie in den Zellen der inneren Rindenschicht stets nach. Ihre Größe ist sehr verschieden, wie auch ihre Anzahl in den Zellen großen Schwankungen unterliegt.

Neben den chromophilen Körnchen finden wir in den inneren Rindenzellen bald mehr bald weniger Pigment, das in Form größerer oder kleinerer Tröpfchen oder Scheibchen im Cytoplasma liegt.

Über das Entstehen der chromophilen Körnchen und des Pigments in den Zellen können wir uns am leichtesten an Präparaten orientieren, die in MÜLLER-Formol oder überhaupt in passenden Chromgemischen fixiert und mit Alauncochenille oder Alaunkarmin gefärbt wurden. Die Eisenlackfärbung eignet sich für diesen Zweck nicht, da bei dieser Färbung nicht nur die chromophilen Körnchen geschwärzt werden, sondern auch die jungen Pigmentkügelchen, was eine Unterscheidung beider ausschließt.

In einer sozusagen noch indifferenten Zelle der inneren Rindenschicht (Fig. 5) treten zuerst kleine Vacuolen auf, und im feinkörnigen

Cytoplasma schießen wenige kleine Körnchen an, deren Farbe man wegen ihrer Kleinheit noch nicht feststellen kann. Die Körnchen vergrößern sich und zeigen nun nach Chromatfixierungen eine gelbbraune Farbe. Das Protoplasma erscheint reicher an kleinen Vacuolen und selbst schwach gebräunt. Die Körnchenbildung kann nun weiter fortschreiten, so daß die ganze Zelle von chromophilen Körnchen erfüllt ist. Es kommt aber auch vor, daß gleichzeitig eine Pigmentbildung statthat. Dieser Vorgang scheint durch vermehrte Vacuolenbildung eingeleitet zu werden. In den Vacuolen gewahrt man dann hellgelbe Tröpfchen neben den, im Cytoplasma liegenden, chromophilen Körnchen. In den Fig. 5, 6, 7 und 8 versuchte ich diese Vorgänge zu illustrieren, die man selbstredend nicht direkt verfolgen, sondern nur aus den verschiedenen mikroskopischen Bildern schließen kann. Fig. 2 zeigt zwei Zellen bei sehr starker Vergrößerung in einem Stadium, wo noch wenige chromophile Körnchen gebildet sind. Das Cytoplasma erscheint in den mittleren Partien leicht gelbbraun gefärbt und vacuolisiert, während an der Peripherie eine feinkörnige Struktur desselben vorherrscht. Ausgesprochene Pigmenttröpfchen sind noch nicht zu unterscheiden.

Die Frage, warum einmal nur chromophile Körnchen in den Zellen gefunden werden, das andre Mal daneben noch Pigmenttröpfchen und endlich manchmal ausschließlich Pigment (Fig. 12), kann ich nicht beantworten. Wir kennen bis jetzt nicht die Ursachen für das vermehrte oder verminderte Auftreten dieser Substanzen bei gleichgeschlechtlichen, gleichalterigen und unter gleichen Bedingungen lebenden Tieren, wie ich bei Meerschweinchen so oft beobachtete.

In den inneren Rindenzellen finden wir noch eine ziemliche Menge von Fett, das in Form größerer Tropfen auftritt. Im Cytoplasma der Zelle in Fig. 24 sehen wir größere, durch Osmium geschwärzte Fetttropfen (*a*) neben chromophilen Körnchen. Wird das Fett gelöst, so gewahrt man an dessen Stelle ungefärbte, helle Vacuolen (Fig. 30 *a*).

Mitotische Zellteilungen konnte ich nur bei jungen Tieren in dieser Schicht beobachten. Bei vollständig erwachsenen dagegen sah ich in meinen Präparaten solche nur sehr selten. Häufig treten Kernstrukturen auf, die auf amitotische Kernteilungsvorgänge schließen lassen. Fig. 33 zeigt eine Zelle der inneren Rindenschicht, deren Kern sich in direkter Teilung zu befinden scheint. Ab und zu fand ich auch zwei Kerne in einer Zelle, was ebenfalls für amitotische Teilungsvorgänge spricht. Eine mehr oder minder

scharf begrenzte Wachstumszone konnte ich hier nicht feststellen, wie wir sie in der äußeren Rindenschicht nachzuweisen vermochten, vielmehr scheint eine Regeneration und Neubildung der Zellen all-orts stattzufinden.

4. Marksubstanz.

Nachdem durch die Untersuchungen von MECKEL (45) und NAGEL (50) die alte Anschauung von der Existenz eines Cavum in der Nebenniere endgültig widerlegt war, nahm man allgemein im Zentrum der Nebenniere eine Marksubstanz an, die man als einen, von der Umgebung streng gesonderten Abschnitt, für sich behandelte. Es fehlte allerdings nicht an Stimmen, die gegen diese Sonderstellung des Markes sprachen. Ich erwähne GOTTSCHAU (26), der sich darüber folgendermaßen äußert: »Bei dieser soeben versuchten Erklärung der Bedeutung der Nebennierenelemente halte ich auch eine andre Einteilung und Benennung der verschiedenen Regionen für zweckmäßig, und so bezeichne ich die äußerste Schicht der abgekapselten Protoplasamassen mit ihren Kernen als *Zona bulbosa*, die an dieselbe sich schließende, in welcher die Zellindividuen deutlicher auftreten, als *Zona germinativa*. Die *Zona fasciculata* folgt dann nach innen und wird allmählich im inneren Teil und im sogenannten Mark zur *Zona consumptiva*.«

In diesen Worten ist ganz unzweideutig die Zusammengehörigkeit des Markes und eines Teiles der Rinde ausgesprochen.

Eine ähnliche Auffassung finden wir bei CREIGHTON (10) u. a.

Die Mehrzahl der Forscher tritt aber für eine Sonderung der Marksubstanz von der Rindenschicht ein, und suchte diese Anschauung durch histologische Befunde an der erwachsenen Nebenniere und durch entwicklungsgeschichtliche Tatsachen zu stützen. Aber auch über die Entwicklungsgeschichte unsres Organs sind die Akten noch keineswegs geschlossen, vielmehr stehen sich in neuester Zeit wieder zwei Ansichten schroff gegenüber, von denen die eine die Gesamtnebenniere aus einer Anlage hervorgehen läßt, während die andre für zwei gesonderte Ursprungsstellen eintritt. Dieses Wechselspiel der Anschauungen datiert schon seit langer Zeit her, worauf ich hier nicht weiter eingehe, sondern auf die Untersuchungen AICHELS (1 u. 2) und die Abhandlung KOHNS (41) hinweise, wo die gesamte, diesbezügliche Literatur niedergelegt ist. Nur die Ansichten der allerletzten Zeit will ich des Genaueren anführen.

Nach AICHEL (1) scheint die Nebenniere der höheren Wirbeltiere

aus einer gemeinsamen Anlage hervorzugehen. Der genannte Forscher schreibt: »Bei höheren Wirbeltieren entstehen die Nebennieren aus den Urnierentrichtern. Dieser Vorgang läßt sich bis zu den Rodentien unmittelbar nachweisen, von da ab entstehen die Nebennieren frei im Mesenchym, doch dürften auch hier die Urnierentrichter in letzter Linie die erste Anlage liefern.«

Nach ROUD (56) sollen die Mark- und Rindenzellen, vielleicht auch Ganglienzellen aus der primären Nebennierenanlage hervorgehen. Es sollen überdies alle Übergangsformen zwischen Ganglien-, Rinden- und Markzellen in der Nebenniere vorkommen.

Auf die innigen Beziehungen des Nebennierenmarkes mit dem Nervensystem wurde schon sehr früh verwiesen, indem LEYDIG (43) u. a. in den Markzellen Ganglienzellen erblickten, eine Anschauung, der KÖLLIKER (34) entschieden entgegentritt, wenn er auch die große Ähnlichkeit der Markzellen mit Ganglienzellen zugibt. Er erklärt sie vielmehr für Drüsenzellen, was unter andern auch DOGIEL (12) bestätigt.

KOHN (36, 37, 38, 39, 40 u. 41) legte in einer Reihe von Abhandlungen die Ergebnisse umfangreicher Untersuchungen über Nebennieren und Carotisdrüsen nieder, aus welchen er den Schluß zieht, daß die Marksubstanz aus der Sympathicusanlage stammt, indem ihre Zellen aus indifferenten Sympathicuszellen hervorgehen. Schon frühzeitig verwies man auf gewisse Ähnlichkeiten zwischen der Carotisdrüse und der Nebenniere. Den Zellen derselben kommt als gemeinsames Merkmal die von HENLE entdeckte Chromreaktion zu, indem sie sich bald mehr, bald weniger intensiv in Chromatlösungen bräunen. Ich verweise auch auf STILLING (58, 59), der seit langen Zellgruppen außerhalb der Nebenniere kannte, die sich mit Chromsäure und ihren Salzen braun färbten. Wie ich schon früher erwähnte, bezeichnete STILLING alle diese Zellen als »chromophil«. KOHN (l. c.) führt dafür als neue Bezeichnungen »chromaffine Zelle, chromaffines Gewebe« ein. Die daraus gebildeten Organe nennt er Paraganglien und unterscheidet neben anonymen Paraganglien ein »Paraganglion intercaroticum« und »Paraganglion suprarenale«, welches letztere der Marksubstanz der Nebenniere entspricht. KOSE (42) dehnte die Versuche auf den Menschen aus und stellt hier ebenfalls eine große Anzahl von kleinen Paraganglien im Verlaufe des Sympathicus fest. Die Gleichstellung dieser Paraganglien statuiert KOHN (40, S. 323 ff.) mit folgenden Worten: »Aus meinen bisherigen Darlegungen geht hervor, daß ich

alle chromaffinen Organe des Körpers, also auch das Paraganglion intercaroticum und suprarenale aus derselben Quelle ableite, nämlich aus der embryonalen Sympathicuszelle; daß ich ferner das gesamte chromaffine Gewebe als ein im wesentlichen gleichwertiges ansehe, in dem Sinne, wie die sympathischen Nerven des Grenzstranges, der Geflecht- und Organganglien als gleichwertig gelten.«

Damit ist jede Abhängigkeit oder Zusammengehörigkeit des Markes und der Rinde der Nebenniere aufgehoben und ersteres als selbständiges Organ gestempelt, dessen Zellen sich unter keiner Bedingung jemals aus Rindenzellen bilden können, welche Möglichkeit KOHN (41) auch an anderer Stelle direkt verneint.

Wenn die Auffassung KOHNS richtig ist, muß die Struktur und Funktion der Zellen des Nebennierenmarkes und der sogenannten Carotisdrüse folgerichtig identisch sein. Die Beschreibung KOHNS (40) von den Zellen seines Paraganglion intercaroticum paßt aber in vielen Punkten nicht auf die Zellen des Nebennierenmarkes vom Meerschweinchen.

Der Liebenswürdigkeit des Vorstandes des hiesigen Forensischen Instituts, des Herrn Professor KRATTER, dem ich an dieser Stelle dafür meinen wärmsten Dank ausspreche, verdanke ich ein möglichst frisches Material von menschlichen Carotidendrüsen, an denen ich die Befunde KOHNS im wesentlichen bestätigen kann. Das gleiche gilt von den Carotidenknötchen des Meerschweinchens, die ich zur Untersuchung selbstverständlich heranzog.

Nach KOHN (40) und meinen Befunden ist eine mehr oder weniger ausgesprochene Gelbfärbung das einzige, charakteristische Merkmal der chromaffinen Zellen des Paraganglion intercaroticum; die Chromfärbung ist dabei eine diffuse und sehr ungleiche. Wabige Zellstrukturen und Bildungen von größeren und kleineren Körnchen, deren Übertritt in die Blutbahn wahrscheinlich ist, konnte ich niemals finden. KOHN (40) selbst gibt ja Unterschiede zwischen den zelligen Elementen des Ganglion intercaroticum und suprarenale zu, die er aber für nicht schwerwiegend und nebensächlich hinstellt. Die von mir hier kurz angedeuteten Verschiedenheiten erscheinen mir doch genügend schwerwiegend, um eine Identifizierung beider zurückzuweisen.

Auch v. EBNER (16) erhebt starke Zweifel gegen eine Identität des chromaffinen Gewebes in der Nebenniere und in andern Organen, indem er schreibt: »Schon früher hatte STILLING (vgl. Anat. Anz. XV. Bd., S. 230 u. 538) ‚chromophile Zellen‘ vom Charakter der

Markzellen der Nebennieren im Bauchsympathicus bei Tieren und in der Carotidendrüse nachgewiesen. Es bleibt abzuwarten, ob spätere Untersuchungen diese Angaben bestätigen werden; nach eignen, allerdings nur flüchtigen Beobachtungen kann ich vorläufig an das regelmäßige Vorkommen von ‚chromophilen‘ oder ‚chromaffinen Zellen‘ in den Ganglien des Sympathicus bei Säugern nicht glauben und halte vor allem nicht für erwiesen, daß die in Chromsalzen sich gelb färbenden Zellen des Sympathicus mit den Markzellen der Nebenniere identisch sind, da diese Farbenreaktion für sich allein nicht beweisend ist. Es darf auch nicht übersehen werden, daß, abgesehen von der Färbung der Markzellen in Chromsäure, auch die Anordnung derselben, sowie jene der Blutgefäße, des an elastischen Fasern reichen Bindegewebes und das Verhalten der Nerven in der Marksubstanz der Nebenniere,, manches Besondere zeigen, was es bedenklich erscheinen lassen muß, Nester chromaffiner Zellen in den Sympathicusganglien ohne weiteres den Markzellen der Nebennieren gleichzusetzen. Die Tatsache, daß die Markzellen sich aus Teilen der Sympathicusanlage hervorbilden, darf ebenfalls nicht überschätzt werden. Niemanden wird es einfallen, die Epidermis-, Haar-, Talgdrüsen- und Schweißdrüsenzellen deshalb für morphologisch und funktionell identisch zu erklären, weil sie sämtlich, relativ spät, aus derselben Anlage sich hervorbilden.«

Ich will nun auf die Charakteristik der sogenannten Markzellen eingehen. Als auffallendes Merkmal für einen großen Teil derselben gilt die bekannte Gelbfärbung nach Fixierungen in Chromatlösungen, die verschieden stark auftritt, jedenfalls stärker als bei den Zellen der Carotidenknötchen. Wie aus der Literatur ersichtlich ist, scheint die Chromreaktion, also die Gelbfärbung, an Körnchen oder Granula gebunden (vgl. HULTGREN und ANDERSSON [31]). Allerdings tritt manchmal eine diffuse Färbung auf, die auf eine mangelhafte Fixierung zurückzuführen ist (vgl. auch KOHN [41]). Die Chromfärbung dürfte auch nicht in letzter Linie von der Einwirkungsdauer der Chromatlösungen abhängen, da schon DOSTOJEWSKY (14) darauf hinweist, daß sich bei längerer Einwirkung auch die Rindenzellen bräunen.

Die Form der chromierten Zellen ist polygonal, mehr zylindrisch; Ausläufer, wie sie v. BRUNN beschreibt, konnte ich an denselben nicht beobachten. Die Kerne sind kreisrund, mit schönem Karyomitom und Nucleolen; manchmal zeigen sie nach der Chromsalzeinwirkung eine leichte Bräunung, was man bei diffuser Gelbfärbung der

Zelle in der Regel sehen kann, und worauf DOSTOJEWSKY (14) ebenfalls aufmerksam macht.

Wie schon erwähnt, ist die Chromreaktion an Körnchen gebunden. Ich bezeichne diese Körnchen auch hier chromophil, womit ich ihre Identität mit denen der inneren Rindenschicht gemeint wissen will. Auch mit Osmiumsäure nehmen sie den gleichen, graubraunen Farbenton an. SCHULTZE und RUDNEFF (57) berichten über die Osmiumfärbung des Nebennierenmarkes. Die osmierten oder chromierten chromophilen Körnchen färben sich mit Eisensack schwarz (vgl. CARLIER [8], HULTGREN und ANDERSSON [31]).

GUARNIERI et MAGINI (27) berichten über das Auftreten regelmäßiger Zylinder in osmierten Markzellen, umgeben von einem schwarzen Ring. Derartige Bildungen konnte ich nicht beobachten, obwohl sie PLECNIK (52) neuerdings für die menschliche Nebenniere bestätigt.

Neben den durch Chromatlösungen stark gelb gefärbten Zellen findet man in der Marksubstanz fast oder vollständig ungefärbte Zellen, die auf den ersten Blick als nicht zum Marke gehörig betrachtet werden könnten. In Fig. 20 und 27 bildete ich einzelne Zellen der Markschiebt ab, die keine Chromfärbung im Cytoplasma erkennen lassen, während die Körnchen der Zelle in Fig. 20 durch Chrom gebräunt sind. Die Zelle in Fig. 27 ist ein Spongioeyt, der denen der äußeren Rindenschicht vollständig gleicht. Fig. 11 illustriert diese Verhältnisse im Zusammenhang. Die Zellen *i* und *i'* gehören nach der üblichen Anschauung unzweifelhaft der Zona reticularis ARNOLDS an, also der inneren Rindenschicht. Durch die Bindegewebszüge *b* getrennt, liegen die der sogenannten Marksubstanz der Autoren angehörigen Zellen. Sie zeigen einen schwachen Chromton, der mit dem Grade der Vacuolisierung abnimmt. Wir haben formell sehr verschiedene Zellen vor uns, die aber bei näherer Betrachtung nur als der Ausdruck temporär verschiedener Funktionsstadien bezeichnet werden dürfen. Die Zelle *s* gleicht vollständig einem Spongioeyten der äußeren Rindenschicht. Die Zelle *s'* stellt gewissermaßen ein Vorstadium der Zelle *s* dar, wo der aus chromophilen Körnchen bestehende Inhalt noch zum größten Teil erhalten ist. Bei *s'* sehen wir aber an einzelnen Abschnitten das Auftreten größerer Vacuolen, während der dem Blutsinus *B* anliegende Zellteil einen verwaschenen Kontur zeigt, und, wo dem Bilde nach zu urteilen, ein Austritt chromophiler Körnchen ins Blut angenommen werden darf (vgl. CARLIER [8]). Gerade diese Zelle *s'* läßt eine auffallende Ähnlichkeit mit der Rindenzelle *i'* erkennen, nur sind in letzterer

die chromophilen Körnchen bedeutend größer. Auch im Chromiton stimmen beide Zellen vollständig überein. Die Zelle *i* enthält noch mehr chromophile Körnchen und erscheint dementsprechend dunkler braun gefärbt. Die übrigen in der Figur unbezeichneten Markzellen befinden sich in andern Funktionszuständen und besitzen noch eine feine, durch Chrom gelbbraun gefärbte Granulierung. In einigen Zellen beginnen sich Vacuolen zu bilden, und es scheint hier ein ähnlicher Vorgang der Körnchenbildung zu bestehen, wie ich ihn im vorigen Abschnitt für die inneren Rindenzellen beschrieb. Auch die Zellen der Fig. 25 lassen einen Übergang der Rindenzellen in Markzellen erkennen. Die Zeichnung entspricht einem Markpfeiler, der weit in die Rinde hinausragt. Oben in der Abbildung, durch einen mächtigen Bindegewebszug getrennt, liegt eine Partie der äußeren Rindenzone, die nicht dargestellt ist. Die braunen Markzellen (*m*) zeigen alle Übergänge zu Spongioeyten, die in verschiedenen Stadien ihrer Ausbildung vorliegen. Einige Zellen haben teilweise noch ein feingranuliertes Cytoplasma, teilweise sind sie stark vacuolisiert. Die Zellen *i* gehören der inneren Rindenschicht an und enthalten gelbe Körnchen, die in der Abbildung als helle Lücken erscheinen. Das Cytoplasma dieser Zellen zeigt eine schwache Chromfärbung seiner feinen Granulierung, die weiter nach außen in gröbere, chromophile Körnchen übergeht.

Fig. 9 veranschaulicht sehr schön einen Übergang von chromophilen Zellen in Spongioeyten. Die feingranulierten Zellen *c* sind braungefärbt, die Zelle *s'* hat noch durch Chrom gefärbte Einschlüsse in geringer Zahl, daneben ungefärbte Vacuolen, wie die Zelle *s*. Die chromophilen Körnchen *k* erscheinen hier viel größer als in der Zeichnung 11 der Zelle *s'*, obwohl beide Abbildungen nach Präparaten aus derselben, in ZENKERScher Flüssigkeit gehärteten Nebenniere gezeichnet sind. Das eine Mal (Fig. 9) wurde im Stück mit Alauncochenille gefärbt, das andre Mal (Fig. 11) mit Eisenhämatoxylin. Im letzteren Falle entfärbten sich die chromophilen Körnchen sehr stark infolge langer Differenzierung, weshalb sie kleiner ausschen als sie in Wirklichkeit sind.

Wenn man in den Spongioeyten das Ende einer Funktionsperiode der Markzellen betrachtet, so scheint der Anfang dafür in den feingranulierten Zellen zu liegen. Bei den inneren Rindenzellen kommt es in der Regel nicht zu einer derartig grobwabigen Vacuolisierung, wie bei den Markzellen. Ob wir darin einen wesentlichen Unterschied derselben gegenüber den inneren Rindenzellen erblicken sollen,

scheint mir sehr fraglich. Ich glaube vielmehr, daß wir im Spongocyten eine sehr ausgiebig und rasch arbeitende Zelle vor uns haben, die ihren Inhalt vermutlich sehr schnell abgibt. Da sich in den Zellen der inneren Rindenschicht das spezifische Produkt, die chromophilen Körnchen, der größten Menge nach erst entwickeln, die secernierende Tätigkeit dagegen eigentlich erst in der Markschicht in den Vordergrund tritt, liegt auch kein Grund für die Bildung von Spongocyten in der inneren Rindenschicht vor. Aus meinen Präparaten von der erwachsenen Meerschweinchennebenniere glaube ich entnehmen zu können, daß die mit chromophilen Körnchen beladenen, inneren Rindenzellen successive gegen das Mark vorrücken und daselbst zu Markzellen werden, indem die bisher kompakten, chromophilen Körnchen eine weichere Beschaffenheit annehmen, um dann leicht secerniert zu werden. Natürlich ist dabei eine Regeneration der Markzellen nicht ausgeschlossen. Wie oft sich dieselben regenerieren, bleibt dahingestellt. Für eine Regeneration sprechen sehr die Bilder der Fig. 11. Zugunsten der soeben angeführten Umwandlung von inneren Rindenzellen in Markzellen erwähne ich auch die Tatsache, daß bei Diphtherie-Meerschweinchen große Mengen von Spongocyten im Marke auftreten; gleichzeitig erscheint das Organ stark hyperämisch, so daß lange Zeit hindurch die Rötung der Nebennieren als wesentlicher Bestandteil des Symptomenkomplexes für die Diphtheriediagnose beim Meerschweinchen galt. Diese Rötung der Nebennieren beim Meerschweinchen konnte ich aber nicht allein nach einer tödlichen Diphtherieinfektion stets nachweisen, sondern auch bei schweren Cholerainfektionen. Diese durch Hyperämie bedingte Rötung muß jedenfalls auf eine sehr stark vermehrte Funktion dieses Organs infolge der genannten Infektionen bezogen werden. Auf eine Steigerung der Tätigkeit läßt auch die bedeutende Zunahme der chromophilen Körnchen in den Zellen der inneren Rindenschicht schließen.

Entsprechend den Ergebnissen meiner Untersuchungen an der Meerschweinchennebenniere nehme ich eine fortwährende Umwandlung von inneren Rindenzellen in Markzellen an, oder mit andern Worten, die Markzellen stellen den Höhepunkt der physiologischen Tätigkeit der Rindenzellen vor, woraus sich natürlich die Funktion derselben noch nicht folgern läßt.

Ich verfüge leider nicht über ein genügendes Material von embryonalen Nebennieren, um auf die Entwicklungsgeschichte eingehen zu können. An der Nebenniere eines 75 mm langen

Meerschweinchenembryos lassen sich auch Übergänge von Rinden- und Markzellen statuieren, wie aus Fig. 10 ersichtlich ist, wo ein Zellstrang abgebildet erscheint, der an dieser Stelle allseitig von Bindegewebe umgeben wird. Wir sehen hier noch indifferente Rindenzellen (*a*), während die Zelle *s* Andeutungen von Vacuolenbildung aufweist. Die Zelle *m*, die sehr starke Schrumpfungerscheinungen zeigt, entspricht nach ihrer Konfiguration den übrigen Markzellen dieser Nebenniere. Die andre Nebenniere desselben Embryo härtete ich in MÜLLER-Formol, um die Chromreaktion in diesem Stadium zu untersuchen. Nur an einigen wenigen, in der Mitte der Marksubstanz gelegenen Zellen trat sie in kaum merklicher Intensität auf. In diesem Stadium fand ich nur sehr geringe Mengen körniger Einschlüsse (chromophile Körnchen).

Wie ich eingangs erwähnte, ziehen von der Kapsel gegen das Mark hin stärkere Bindegewebszüge, die von äußeren Rindenzellen begleitet werden. Diese Züge zeigen den Bau der von mir als äußere Rindenschicht bezeichneten Zone. Die zentralsten Partien der Rindenpfeiler findet man im Schnitt sehr oft mitten in der Marksubstanz. Sieht man nur Spongiocyten, so sind sie von denen, welche aus der Markschicht hervorgehen, nicht zu unterscheiden. Nur an einer Schnittserie können wir uns über ihre Zugehörigkeit orientieren. In Fig. 4 ist ein Rindenpfeiler abgebildet, der bis in die zentralen Partien der inneren Rindenschicht reicht. Der Bindegewebsbalken *b* erscheint von Zellen (*a*) der äußeren Rinde bekleidet, die sich allmählich nach allen Seiten hin in Spongiocyten (*s*) umwandeln, und unvermittelt an die inneren Rindenzellen (*i*) grenzen. Letztere sind infolge großen Reichthums an chromophilen Körnchen dunkelbraun und gehen dann in die Markzellen *m* über. In andern Schnitten dieser Serie sieht man im Marke Spongiocyten, die mit diesem Rindenpfeiler in direkter Verbindung stehen, wobei sich aber kein Übergang zwischen diesen und den Markzellen auffinden läßt.

Über Markpfeiler, die bis in die äußersten Partien der Rinde ragen, habe ich bereits berichtet. Isolierte Haufen von Markzellen, die also mit den übrigen Markzellen in keiner Verbindung stehen, konnte ich in der Rinde nicht nachweisen, obgleich derartige Befunde in der Literatur verzeichnet sind, wie von FLINT (21) u. a.

Auch FÉLICINE (19) berichtet über das Vorkommen von typischen Reticulariszellen in den Marksträngen einer Kaninchennebenniere, ohne daraus auf einen Übergang zu schließen: »Die Deutung dieses Befundes bleibt unklar.« Im übrigen kann FÉLICINE keine Belege

für einen Übergang von Mark- und Rindenzellen angeben, indem sie die Befunde FLINTS dahin erklärt, daß es sich bei Mark- und Rindenzellen um teilungsfähiges Material handelt, das sich eben aus versprengten Resten weiter entwickelt hat.

Gegen eine Umwandlung von Rinden- und Markzellen führt FELICINE unter andern auch das Vorhandensein eines dichten Gefäßnetzes zwischen Mark und Rinde, und die innige Umspinnung der Reticulariszellen durch Bindegewebe ins Treffen. Nach meinen Befunden kann ich diese Einwände nicht für stichhaltig erachten und sehe darin durchaus kein Hindernis für eine Umwandlung von inneren Rindenzellen in Markzellen. Übrigens kann das Bindegewebe bei der Meerschweinchennebenniere schon deshalb kein Hindernis bilden, da es nicht in geschlossener Masse als Membran die Zellstränge umscheidet, sondern in Form feinerer oder gröberer Fibrillen zwischen diese eindringt.

Das häufige Auftreten von Ganglienzellen in der Nebenniere des Menschen und verschiedener Tiere wird in der Literatur des öftern hervorgehoben. In der Marksubstanz der Meerschweinchennebenniere fand ich einmal eine einzige Ganglienzelle. Auch in Markpfeilern, die bis an die Kapsel reichten, konnte ich niemals Ganglienzellen nachweisen, obwohl in nächster Nähe der Nebenniere beim Meerschweinchen ein größeres Ganglion zu beobachten ist. Ebensowenig konnte ich Übergänge zwischen Ganglienzellen und den in der äußeren Rindenzone auffindbaren Zellen der Markpfeiler feststellen, wie sie MITSUKURI (46) angibt und PFAUNDLER (51) bestätigt. Auch die Ansicht FUSARIS (23) muß ich nach meinen Befunden zurückweisen, nach der eine Umwandlung von Ganglienzellen und Markzellen innerhalb der Marksubstanz stattfindet.

Über Teilungsvorgänge in den Markzellen der Nebenniere des Meerschweinchens kann ich nur so viel sagen, daß ich in allen meinen Präparaten kein einziges Mal eine Mitose fand. V. v. EBNER (16) berichtet zwar über spärliches Auftreten von Karyokinesen im Marke der Nebenniere eines Hingerichteten, und FELICINE (19) schildert, wie schon erwähnt, die Markzellen als teilungsfähiges Zellmaterial. Amitotische Kernteilungsfiguren konnte ich direkt nicht beobachten, doch spricht für diesen Teilungsmodus das Auftreten von zwei Kernen in einer Zelle.

Zum Schluß weise ich noch auf das Vorkommen geringer Mengen von Pigment in einzelnen Markzellen hin, das ich in Form kleiner Tröpfchen antraf, wie ich es für die inneren Rindenzellen beschrieb.

Zusammenfassend charakterisiere ich die zelligen Elemente der Marksubstanz als polygonale, mehr zylindrische Zellen, die eine mehr oder minder intensive Gelbfärbung in Chromatlösungen annehmen. Diese Färbung ist an größere oder feinste Körnchen gebunden, die ich mit den chromophilen Körnchen der inneren Rindenzellen identifiziere. Die chromophilen Zellen der Marksubstanz werden im Verlaufe ihrer Tätigkeit zu Spongiocyten, die sich aller Wahrscheinlichkeit nach wieder regenerieren und wieder zu chromophilen Zellen werden. Der Zusammenhang der inneren Rindenzellen mit den Markzellen ist überaus innig, indem es den Anschein hat, als gingen die Markzellen direkt aus den inneren Rindenzellen hervor, nachdem die für dieselben spezifischen, chromophilen Körnchen eine mehr gequollene oder feinkörnige Beschaffenheit angenommen haben, in welchem Zustand sie dann höchstwahrscheinlich in die Blutbahn abgegeben werden. Diese Vermutung stützt sich auch auf Befunde an den Zellen der Diphtherie- und Choleranebenniere, wo durch die vermehrte Tätigkeit der Zellen ein klares Bild der Übergänge derselben geschaffen wird.

Bevor ich eine Übersicht der Ergebnisse meiner Untersuchungen bringe, erfülle ich eine angenehme Pflicht, wenn ich meinen verehrten Lehrern, Herrn Hofrat v. GRAFF für das mir stets bewiesene Entgegenkommen, und Herrn Professor BÖHMIG für die liebenswürdige Unterstützung dieser Arbeit meinen herzlichsten Dank ausspreche.

Zusammenfassung.

Die Ergebnisse meiner Untersuchungen an der Meerschweinchennebenniere lassen sich folgendermaßen kurz wiedergeben:

Die Nebenniere zerfällt in zwei Abschnitte, die beim erwachsenen Tier scharf zu sondern sind, da ihren zelligen Elementen jede, durch Übergangsformen gebildete Zusammengehörigkeit mangelt und ihre Protoplasmaeinschlüsse differenten Natur sind. Den einen, peripher gelegenen Abschnitt bildet die »äußere Rindenschicht«, die unmittelbar der fibrösen Kapsel des Organs anliegt und nach dem bisher gebräuchlichen Einteilungsmodus die Zona glomerulosa und einen Teil der Zona fascicularis ARNOLDS (couche spongieuse GUIEYSSÉS) umfaßt. Der zweite Abschnitt besteht aus den übrigen Teilen der Rindensubstanz (couche fasciculée GUIEYSSÉS und Zona reticularis

ARNOLDS), den ich als »innere Rindenschicht« bezeichnete, und der Markschiht.

Die Zellen der äußeren Rindenschicht sind kubisch oder polygonal, mit rundem oder leicht ovalem Kern, dessen Gerüstwerk bald mehr, bald weniger deutlich hervortritt. Ausgezeichnet sind diese Zellen durch zwei, mikrochemisch und färberisch, verschiedene Zelleinschlüsse. Wir finden in geringer Menge Fett und vorwiegend eine fettähnliche Substanz, die sich in Osmiumsäure bräunt, in Xylol oder Tereben usw. löst und in großen Vacuolen enthalten ist. Diese Substanz beginnt sich in kleinsten Vacuolen der peripher gelegenen Zellen zu bilden und ist in größter Menge in den Spongiocyten, worunter ich großvacuolisierte Zellen verstehe, zu finden.

Die Regeneration der äußeren Rindenschicht erfolgt auf mitotischem (sehr selten) und amitotischem Wege in den peripheren Partien.

Die Zellen der inneren Rindenschicht enthalten kleine, körnige Einschlüsse, die sich in Chromatlösungen bräunen, und in Osmiumsäure eine graubraune Farbe annehmen. Eisenlack färbt sie schwarz. Ich bezeichne sie als »chromophile Körnchen«. Sie sind mit den die Chromreaktion gebenden Körnchen des Markes identisch.

Neben den chromophilen Körnchen können die Zellen der inneren Rindenschicht verschiedene Mengen von Pigment enthalten, das in Form größerer und kleinerer Tröpfchen, Kügelchen oder Scheibchen auftritt. Auch die Markzellen können in geringer Menge Pigment führen.

Die chromophilen Zellen des Markes unterscheiden sich von dem chromaffinen Gewebe des Paraganglion intercaroticum KOHNS, weshalb ich die Annahme KOHNS, daß die Marksubstanz der Nebenniere (im Sinne der Autoren, also ohne Einbeziehung von Rindenpartien) als Paraganglion suprarenale dem Paraganglion intercaroticum identisch sei, nicht teile.

Ebenso muß ich die Ansicht von der Selbständigkeit des Markes der Nebenniere zurückweisen, vielmehr die Anschauung vertreten, daß die Markzellen nichts anderes sind, als innere Rindenzellen in einem andern Funktionsstadium.

Im Marke fand ich beim Meerschweinchen keine Mitosen, wohl aber in der inneren Rindenschicht, wo auch amitotische

Kernteilungen häufig vorkommen. Letzterer Teilungsmodus scheint auch im Marke vertreten zu sein.

Größere Nervenstämmen sind in sehr geringer Menge vorhanden. Sehr selten sind Ganglienzellen nachzuweisen, denn ich fand im Marke einmal eine unzweifelhafte Ganglienzelle.

Graz, im Mai 1904.

Literatur.

1. O. AICHEL, Vergleichende Entwicklungsgeschichte der Nebenniere. Über ein neues normales Organ des Menschen und der Säugetiere. Arch. f. mikr. Anat. u. Entwicklungsgesch. Bd. LVI. 1900.
2. — Vorläufige Mitteilung über die Nebennierenentwicklung der Säuger und die Entstehung der accessorischen Nebennieren des Menschen. Anat. Anz. Bd. XVII. 1900.
3. ALEXANDER, Untersuchungen über die Nebennieren und ihre Beziehungen zum Nervensystem. ZIEGLERS Beitr. Bd. XI. 1891.
4. ARNOLD, Ein Beitrag zu der feineren Struktur und dem Chemismus der Nebennieren. VIRCHOWS Arch. Bd. XXXV. 1866.
5. BENDA, Über eine neue Färbungsmethode des Centralnervensystems und Theoretisches über Hämatoxylinfärbungen. Verhandl. der physiol. Gesellschaft zu Berlin. 1885/1886.
6. v. BRUNN, Ein Beitrag zur Kenntnis des feineren Baues und der Entwicklungsgeschichte der Nebennieren. Arch. f. mikr. Anat. u. Entwicklungsgesch. Bd. VIII. 1872.
7. P. CANALIS, Contribution à l'étude du développement et de la pathologie des capsules surrénales. Intern. Monatsschrift für Anat. und Physiol. Bd. IV. 1887.
8. E. W. CARLIER, Note on the Structure of the Suprarenal Body. Anat. Anz. Bd. VIII. 1893.
9. C. CIACCIO, Ricerche sui processi di secrezione cellulare nelle capsule surrenali dei Vertebrati. Anat. Anz. Bd. XXIII. 1903.
10. CREIGHTON, A theory of the homology of the suprarenale based on observations. Journ. of Anat. and Physiol. Vol. XIII. 1879.
11. DIAMARE, Sulla morfologia delle capsule surrenali. Nota critica. Anat. Anz. Bd. XV. 1899.
12. A. DOGIEL, Die Nervenendigungen in den Nebennieren der Säugethiere. Arch. f. Anat. u. Physiol. Anat. Abt. 1894.
13. DOSTOJEWSKY, Materiale zur mikroskopischen Anatomie der Nebennieren. Dissert. Petersburg 1884.
14. — Ein Beitrag zur mikroskopischen Anatomie der Nebennieren bei Säugethiern. Arch. f. mikr. Anat. u. Entwicklungsgesch. Bd. XXVII. 1886.
15. EBERTH, Die Nebennieren. Handbuch der Lehre von den Geweben des Menschen und der Thiere, von S. STRICKER. Leipzig 1871.

16. V. v. EBNER, A. KÖLLIKERS Handbuch der Gewebelehre des Menschen. Bd. III. Leipzig 1899.
17. A. ECKER, Der feinere Bau der Nebennieren beim Menschen und den vier Wirbelthierklassen. Braunschweig 1846.
18. L. FÉLICINE, Beitrag zur Anatomie der Nebennieren. Anat. Anz. Bd. XXII. 1902.
19. — Über die Beziehungen zwischen dem Blutgefäßsystem und den Zellen der Nebenniere. Arch. f. mikr. Anat. u. Entwicklungsgesch. Bd. LXIII. 1903.
20. W. FLEMMING, Über Teilung und Kernformen bei Leucocyten und über deren Attraktionssphäre. Arch. f. mikr. Anat. u. Entwicklungsgesch. Bd. XXXVII. 1891.
21. FLINT, The Blood-Vessels, Angiogenesis, Organogenesis, Reticulum and Histology of the Adrenal. Johns Hopkins Hospital Rep. Vol. IX. 1900.
22. FREY, Handbuch der Histologie und Histochemie des Menschen. 5. Aufl. 1876.
23. FUSARI, De la terminaison des fibres nerveuses dans les capsules surrénales des mammifères. Arch. ital. de biolog. Bd. XVI. 1891.
24. GOTTSCHAU, Über Nebennieren der Säugethiere, speziell über die des Menschen. Sitzungsber. d. physik.-med. Gesellsch. zu Würzburg. 1882.
25. — Struktur und embryonale Entwicklung der Nebennieren bei Säugethiern. Arch. f. Anat. u. Physiol. Anat. Abt. 1883.
26. — Über die Nebenniere der Säugethiere. Biolog. Centralblatt. Bd. III. 1883/1884.
27. GUARNIERI et MAGINI, Etudes sur la fine structure des capsules surrénales. Arch. ital. de Biolog. T. X. 1888.
28. GUIEYSSE, La capsule surrénale du cobaye. Histologie et Fonctionnement. Journ. de l'Anat. et de la Physiol. Bd. XXXVII. 1901.
29. HENLE, Über das Gewebe der Nebenniere und Hypophyse. Zeitschr. f. rat. Med. 3. R. Bd. XXIV. 1865.
30. — Handbuch der systematischen Anatomie des Menschen. Bd. II. Die Blutgefäßdrüsen. Braunschweig 1866.
31. HULTGREN u. ANDERSSON, Studien über die Physiologie und Anatomie der Nebennieren. Skandinavisches Arch. f. Physiol. Bd. IX. 1899.
32. KÖLLIKER, Handbuch der Gewebelehre. 2. Aufl. Leipzig 1855.
33. — Handbuch der Gewebelehre. 5. Aufl. Leipzig 1867.
34. — Über die Nerven der Nebennieren. Verhandl. d. Gesellsch. Deutsch. Naturforsch. und Ärzte. Bd. II. 1894.
35. KLEMENSIEWICZ, Weitere Beiträge zur Kenntnis des Baues und der Funktion der Wanderzellen, Phagocyten und Eiterzellen. ZIEGLERS Beitr. Bd. XXXII. 1902.
36. A. KOHN, Über die Nebenniere. Prager med. Wochenschr. Jahrg. 23. 1898.
37. — Die Nebenniere der Selachier nebst Beiträgen zur Kenntnis der Wirbeltiernebeniere im allgemeinen. Arch. f. mikr. Anat. u. Entwicklungsgesch. Bd. LIII. 1898.
38. — Die chromaffinen Zellen des Sympathicus. Anat. Anz. Bd. XV. 1899.
39. — Über den Bau und die Entwicklung der sogenannten Carotisdrüse. Arch. f. mikr. Anat. u. Entwicklungsgesch. Bd. LVI. 1900.
40. — Die Paraganglien. Ebenda. Bd. LXII. 1903.
41. — Das chromaffine Gewebe. MERKEL u. BONNET, Ergebn. Bd. XII. 1903.

42. W. KOSE, Über das Vorkommen »chromaffiner Zellen« im Sympathicus des Menschen und der Säugetiere. Sitzungsber. d. Deutsch. naturw. med. Verein f. Böhmen »Lotos« 1898.
43. LEYDIG, Lehrbuch der Histologie des Menschen und der Thiere. 1857.
44. MARCHAND, Beiträge zur Kenntnis der normalen und pathologischen Anatomie der Glandula carotica und der Nebenniere. Intern. Beitr. z. W. med. Festschrift f. R. VIRCHOW. Bd. I. 1891.
45. MECKEL, Abhandlungen aus der menschlichen, vergleichenden Anatomie und Physiologie. Halle 1806.
46. MITSUKURI, On the Development of the suprarenal Bodies in Mammalia. Quart. Journ. of microscop. Science. Bd. XXII. Neue Folge. 1882.
47. MOERS, Über den feineren Bau der Nebenniere. VIRCHOWS Arch. Bd. XXIX. 1864.
48. MÜHLMANN, Zur Histologie der Nebenniere. VIRCHOWS Arch. Bd. CXLVI. 1896.
49. MULON, Soc. biol. Paris 1902.
50. NAGEL, Über die Struktur der Nebennieren. MÜLLERS Arch. 1836.
51. PFAUNDLER, Zur Anatomie der Nebenniere. Sitzungsber. d. k. Akad. d. Wiss. Wien. Bd. CI. III. Abt. 1892.
52. PLECNİK, Zur Histologie der Nebenniere des Menschen. Arch. f. mikr. Anat. u. Entwicklungsgesch. Bd. LX. 1902.
53. RÄUBER, Zur feineren Struktur der Nebennieren. Berlin 1881. Dissert.
54. O. VOM RATH, Über die Bedeutung der amitotischen Kerntheilung im Hoden. Zoolog. Anz. Bd. XIV. 1891.
55. RAWITZ, Die Verwendung der Alizarine und Alizarincyanine in der histologischen Technik. Anat. Anz. Bd. XI. 1895.
56. ROUD, Contribution à l'étude du développement de la capsule surrénale de la souris. Bulletin de la Société vaudoise des Scienc. nat. Vol. XXXVIII. Lausanne 1903.
57. SCHULTZE u. RUDNEFF, Weitere Mitteilungen über die Einwirkung der Überosmiumsäure auf thierische Gewebe. Arch. f. mikr. Anat. u. Entwicklungsgeschichte. Bd. I. 1865.
58. STILLING, Die chromophilen Zellen und Körperchen des Sympathicus. Anat. Anz. Bd. XV. 1898.
59. — A propos de quelques expériences nouvelles sur la maladie d'Addison. Revue de médecine. Bd. X. 1890.
60. UNNA, Monatshefte f. prakt. Dermatologie. Bd. XX. 1895.
61. WIESEL, Ein Beitrag zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte der menschlichen Nebenniere. Anat. Hefte. Bd. XIX. 1902. Heft 63.
62. H. E. ZIEGLER, Die biologische Bedeutung der amitotischen (direkten) Kerntheilung im Thierreich. Biolog. Centralbl. Bd. XI. 1891.
63. ZIEGLER u. O. VOM RATH, Die amitotische Kernteilung bei den Arthropoden. Biolog. Centralbl. Bd. XI. 1891.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XVII und XVIII.

Fig. 1. Schnittpräparat aus der Nebenniere des Meerschweinchens, gehärtet in ZENKERScher Flüssigkeit. Partie aus der äußeren Rindenschicht, entsprechend der Zona glomerulosa ARNOLDS. Ein Teil der Zellen zeigt deutliche Chromreaktion. Das Protoplasma ist feinkörnig. Die gelbgefärbten Zellen bilden das äußerste Ende einer Fortsetzung der Marksubstanz durch die Rinde. Es liegen hier die chromophilen Zellen der Marksubstanz unmittelbar den äußersten Rindenzellen an. Vergr. etwa 650.

Fig. 2. Zellen aus der inneren Rindenschicht der Meerschweinchennebenniere aus einem ungefärbten, in MÜLLER-Formol gehärteten Schnitt (Zona reticularis ARNOLDS). Sie zeigen in ihren mittleren Partien eine deutliche Gelbfärbung, grobe Granulierung und Vacuolen. Die runden, braunen Granula sind kein Pigment, sondern chromophile Körnchen. Am Zellrande zeigt das Protoplasma eine äußerst feinkörnige Beschaffenheit. Vergr. etwa 1800.

Fig. 3. Ungefärbter Querschnitt durch einen Teil der Marksubstanz der Meerschweinchennebenniere. Die intensiv gelb gefärbte Partie entspricht der Marksubstanz, deren netzförmige, grobmaschige Anordnung mit größeren Blut sinusen ersichtlich ist. Die innere Rindenschicht hat einen braunen Ton angenommen. Die in der Abbildung nach links oben sich fortsetzende Marksubstanz bildet den chromophilen Zellhaufen der Fig. 1. Vergr. 30.

Fig. 4. Schnitt durch eine Meerschweinchennebenniere, in Pikrinsäuresublimat gehärtet und mit Eisenlack gefärbt. Von oben her zieht ein Pfeiler der äußeren Rindenschicht gegen die Marksubstanz. Einzelne dunkel gefärbte, quer und schief durchschnittenen Zellbalken (*b*) der inneren Rindenschicht liegen dazwischen. Den Bindegewebspfeiler (*b*) begleiten dunklere Zellen (*a*), die den periphersten Partien der Rindenschicht angehören und in die Spongocyten (*s*) übergehen. Die Zellen der Marksubstanz (*m*) und die inneren Rindenzellen (*i*) sind am schlechtesten erhalten, besser noch die der äußeren Rinde (*s* und *a*) Vergr. 220.

Fig. 5, 6, 7, 8. Die Zellen gehören der inneren Schicht der Rindensubstanz an (Zona reticularis ARNOLDS). Das Präparat wurde in MÜLLER-Formol gehärtet und im Stück mit Alauncochenille durchgefärbt. Die Zelle in Fig. 5 zeigt eine feine Granulierung im Protoplasma, während sich in den rechten Partien desselben Andeutungen von Vacuolenbildung zeigen. In der Zelle der Fig. 6 ist die Vacuolisierung schon vorgeschritten und kleine Körnchen beginnen aufzutreten. In Fig. 7 sehen wir durch Chromsalze und Osmiumsäure sich bräunende, größere Granulationen, daneben Vacuolen und kleinere Körnchen. Die Zwischensubstanz zwischen diesen zeigt einen schwach hellbraunen bis gelben Farbenton. In Fig. 8 erkennen wir neben braunen Körnchen (chromophile Körnchen) noch solche von gelber Farbe (Pigment). In diesem Stadium beginnt der Kern eine

diffuse Färbung anzunehmen, während er früher ein scharf konturiertes Karyomitom zeigte. Vergr. etwa 700.

Fig. 9. Diese Abbildung entspricht einer Partie der Markschiebt, die sich bis zur äußersten Rindenschicht verfolgen läßt. In dem Aussehen und färberischen Verhalten gleichen die wabigen Zellen (*s*) ganz denen der äußeren Rindenschicht. Die Zelle *s'* läßt Übergänge erkennen, die sehr für eine Abstammung derselben von den braungelb gefärbten chromophilen Zellen sprechen. Um den Kern dieser Zelle befindet sich eine Gruppe braun gefärbter Kügelchen (*k*), die in Vacuolen zu liegen scheinen. Die Zelle *c* ist eine typische chromophile Zelle, deren Cytoplasma sehr feinkörnig ist und eine braune Farbe zeigt. Zwischen die Spongocyten *s* dringt ein bindegewebiges Septum *b* ein. Nebenbei bemerkt, stimmen die Kernstrukturen in allen diesen Zellen auffallend überein. Das Präparat wurde in ZENKERScher Flüssigkeit gehärtet und im Stück mit Alauncochenille durchgefärbt. Vergr. etwa 700.

Fig. 10. Zellstrang aus der Nebenniere eines 75 mm langen Meer-schweinchenembryos. *m*, Markzelle; *a* und *s* Zellen der umliegenden Rindensubstanz in verschiedenen Stadien der Differenzierung, in einer gemeinsamen bindegewebigen Hülle (*a*). Härtung in Sublimat, Färbung mit Eisenlack und Nachfärbung mit Eosin. Vergr. etwa 600.

Fig. 11. Diese Stelle entspricht der Grenze von innerer Rinden- und Markschiebt. Ein Bindegewebsbalken *b* trennt beide Partien. Die wabige Zelle *s* ist hier vollkommen isoliert und steht mit keinem Rindenpfeiler in Verbindung. Die dunkeln (in der Abbildung unbezeichneten) Zellen zeigen nur einen schwachen Chromton und lassen an verschiedenen Stellen im Protoplasma die Anfänge der Vacuolenbildung erkennen. Interessant ist die Markzelle *s'*, welche feine Granula enthält, die in gewissen Beziehungen denen der inneren Rinden-zelle *s'* gleichen. Auch zeigt die Zelle *s'* beginnende Vacuolenbildung. Sie liegt einem Blutsinus direkt an, und der Zellkontur ist an dieser Stelle ganz verwaschen. Die wabige Zelle grenzt ebenfalls an einen Blutsinus *B*, der noch ein deformiertes Blutkörperchen enthält. Gehärtet war das Präparat in ZENKERScher Flüssigkeit, gefärbt mit Eisenlack. Vergr. etwa 700.

Fig. 12. Pigmentzelle aus der inneren Rindenschicht nach Härtung in Kaliumbichromatformol. Ungefärbt. Vergr. 1500.

Fig. 13. Schnitt aus einer in HERMANNSchem Gemisch gehärteten Nebenniere, mit Eisenlack gefärbt. Verschiedene Stadien der Umwandlung der äußersten Rindenzellen zu Spongocyten GUIEYSSSES. Vergr. etwa 650.

Fig. 14. Spongioeyt aus einem ungefärbten Celloidinschnitt einer in HERMANNSchem Gemisch fixierten Nebenniere. Die Vacuolen erfüllt eine durch Osmiumsäure braun gefärbte Masse, die in den dichtesten Lagen schwarz erscheint. Vergr. 1200.

Fig. 15. Spongioeyt einer wie in Fig. 14 behandelten Nebenniere. Der Celloidinschnitt verweilte durch längere Zeit in Tereben. Bis auf drei schwarze Granula (*a*) ist alles entfärbt. Das Gerüstwerk zeigt an verschiedenen Stellen kleine schwarze Pünktchen (*b*). Vergr. 1200.

Fig. 16 u. 17. Zellen aus der Zona reticularis ARNOLDS, in HERMANNS Flüssigkeit fixiert und mit Eisenlack gefärbt, starke Differenzierung. Das Bild stellt ein wenig vorgeschrittenes Stadium der Zellen in Fig. 5, 6, 7 und 8 dar. Vergr. 1200.

Fig. 18 u. 19. Zellen der Zona reticularis ARNOLDS einer im Gemisch FLEMMINGS gehärteten Nebenniere. Vergr. etwa 1000.

Fig. 20. Zelle aus der Marksubstanz einer in ZENKERScher Flüssigkeit fixierten Nebenniere. Färbung mit Alizarin nach RAWITZ. Vergr. etwa 600.

Fig. 21. Zelle aus der inneren Rindenschicht. Der Schnitt stammt von einer in HERMANNScher Flüssigkeit fixierten Nebenniere. Färbung mit Eisenlack. In einzelnen Vacuolen befinden sich kleine schwarze Körnchen. Das große schwarze Tröpfchen dürfte osmiertes Fett sein, da in diesem Celloidinschnitt auch das übrige Körperfett eine Schwarzfärbung zeigt. Vergr. 1200.

Fig. 22. Zelle aus einem in FLEMMINGS Gemisch gehärteten Schnitt der Nebenniere, mit Eisenlack gefärbt. Diese Zelle gehört der inneren Rindenschicht an (*couche fasciculée GUIBYSSES*). Die Zelle ist von zahlreichen Vacuolen durchsetzt, die in gewissen Beziehungen denen der Spongioöcyten gleichen. Vergrößerung 1200.

Fig. 23. Zellen aus der äußersten Rindenschicht (Zona glomerulosa ARNOLDS). Eisenlackfärbung nach Härtung in HERMANNS Gemisch. Die linke Zelle zeigt Teilungsercheinungen nach amitotischem Modus. Vergr. etwa 600.

Fig. 24. Zelle aus einem Celloidinschnitt einer in FLEMMINGScher Flüssigkeit fixierten und mit Eisenlack gefärbten Nebenniere. Die wenigen schwarzen Tropfen (*a*) scheinen Fett zu sein. Die Zelle gehört der inneren Rindenschicht an. Vergr. 500.

Fig. 25. Wir sehen einen tangential getroffenen Markstrang in der inneren Rindenschicht liegen. Nach oben hin begrenzt ihn ein Bindegewebszug, während von unten her nur einzelne Bindegewebsbündel in schiefer Richtung einstrahlen. Hier sind die Markzellen *m* und *s* nicht scharf gegen die inneren Rindenzellen *i* abgegrenzt. Auch die Chromfärbung der Markzellen greift auf die Rindenzellen über. Vergr. 400.

Fig. 26. Eine Zelle aus den äußeren Partien der inneren Rindenschicht. Fixierung in FLEMMINGS Gemisch. Der Celloidinschnitt war ungerärbt. Vergrößerung 1200.

Fig. 27. Zelle aus der Marksicht einer in ZENKERScher Flüssigkeit fixierten Nebenniere, gefärbt mit Eisenlack. Die Zelle gehört einem Rindenpfeiler an, dessen Spongioöcyten bis in die Marksicht eindringen und hier in manchen Schnitten unvermittelt getroffen werden. Der Spongioöcyt gleicht vollständig den außenliegenden. Vergr. etwa 650.

Fig. 28. Wabige Zelle aus der Marksicht, gefärbt mit Alizarin nach RAWITZ. Vergr. etwa 700.

Fig. 29. Wabige Zelle aus der äußeren Rindenschicht. Vergr. 800.

Fig. 30. Zelle aus der inneren Rindenschicht, mit HERMANNS Flüssigkeit gehärtet und mit Alizarin gefärbt. Kleine Vacuolen durchsetzen das ganze Protoplasma, das wenige, kleine braune Körnchen enthält. Zwei größere Vacuolen (*a*) sind rechts vorhanden, die wahrscheinlich von Fetttröpfchen erfüllt waren. Der Kern zeigt ein sehr merkwürdiges Verhalten. Körperlich ist er als Halbhohlkugel zu denken, der gegenüber eine Gruppe kleinster Körnchen liegt, die durch eine fast homogene Zone mit ihr in Verbindung stehen. Nach links zu umgibt den Kern eine vollständig ungefärbte, sichelförmige Zone. Vergr. 900.

Fig. 31. Zeigt eine Zelle aus derselben Schicht wie Fig. 30. Auch hier

erscheint der Kern halbkugelförmig, von der Membran abgehoben. Vergrößerung 1000.

Fig. 32. Zelle aus der inneren Rindenschicht, in HERMANN'S Gemisch gehärtet und mit Eisenlack gefärbt. Vergr. 1200.

Fig. 33. Diese Zelle gehört der inneren Rindenschicht an. Die Kernmembran umschließt einen Hohlraum, der Kern selbst ist in zwei Kugeln geteilt, die durch einen Faden in Verbindung stehen. Es dürfte sich um eine Teilung auf amitotischem Wege handeln. Vergr. 1000.

Fig. 34. Wabige Zelle aus der äußeren Rindenschicht. Vergr. 1000.

Fig. 35. Zellen aus dem Schnitte der Fig. 10. Übergang der Rindenzellen in Spongiocyten. Vergr. 1800.

Untersuchungen über den Bau der *Limnadia lenticularis* L.

Von

Michael Nowikoff.

(Aus dem zoologischen Institut Heidelberg.)

Mit Tafel XIX—XXII und 5 Figuren im Text.

Inhaltsverzeichnis.

| | Seite |
|---|-------|
| Einleitung | 561 |
| Morphologie | 562 |
| Historische Übersicht | 566 |
| Untersuchungsmethoden | 568 |
| Anatomie und Histologie | 569 |
| I. Integument | 569 |
| 1. Chitinpanzer | 569 |
| 2. Epidermis | 572 |
| II. Muskulatur | 574 |
| 1. Anordnung der Muskeln | 574 |
| 2. Anheftung der Muskeln | 577 |
| 3. Feinere Struktur der Muskeln | 579 |
| III. Nervensystem | 581 |
| 1. Anordnung des Nervensystems | 581 |
| 2. Histologie | 584 |
| IV. Sinnesorgane | 586 |
| 1. Zusammengesetzte Augen | 586 |
| 2. Einfaches Auge | 587 |
| 3. Scheitelorgan | 588 |
| 4. Sinnesorgane der ersten Antennen | 590 |
| 5. Sinnesborsten | 592 |
| V. Ernährungsorgane | 594 |
| VI. Blutgefäßsystem | 599 |
| VII. Exkretionsorgane | 602 |
| VIII. Fortpflanzungsorgane | 607 |
| Literatur | 612 |
| Erklärung der Abbildungen | 615 |

Im Juli 1902 fand Herr Dr. MERKEL, Reallehrer in Wiesloch, bei Walldorf, in der Nähe von Heidelberg, in einer Wasseransammlung,

die von einer Überschwemmung der Leimbach herrührte, eine größere Menge von *Linnadia lenticularis*. Das Vorkommen und die Lebenserscheinungen dieses ziemlich seltenen Phyllopoden hat Dr. MERKEL vor kurzem schon genauer beschrieben (1903). Die von ihm und von den Teilnehmern der von Prof. SCHUBERG nach jener Fundstätte unternommenen Exkursion gesammelten Exemplare dienen als Material für die nachfolgenden Untersuchungen.

Morphologie.

Sämtliche Individuen, die ich untersuchte, ungefähr 80 Stück, waren Weibchen. Das Tier (Fig. 1 und 2) ist vollständig in eine zweiklappige Schale (Mantel) eingeschlossen. Nur die Spitzen der Furcalstacheln ragen hinten aus der Schale hervor und vorn die zweiten Antennen, wenn sie in Ruderbewegung begriffen sind.

Die bräunlichgelbe (manchmal mehr grünliche), ziemlich durchsichtige Schale ist 12—15 mm lang und 9—11,5 mm hoch. An dem Dorsalrande, wo beide Schalenhälften zusammenhängen, ist ihre Chitinhaut verdickt und bildet einen dunkelbraunen Streifen. Von der Seite betrachtet, hat die Schale einen nahezu eiförmigen Umriß, nur ist der dorsale Rand etwas weniger gekrümmt als der ventrale. Jede Schalenhälfte besteht, als Duplikatur der Körperwand, aus zwei Wänden, zwischen denen sich ein von Blut erfüllter Hohlraum befindet (Fig. 27). Die Chitinlage der inneren Wand ist äußerst dünn, etwa $1\ \mu$ dick und glatt; die der äußeren Wand dagegen ist ziemlich dick, 15—20 μ , und zeigt 7—10 konzentrische Anwachszone. Diese Anwachszone entspringen von dem Punkte x des vorderen Schalenrandes, wo die Vereinigung der beiden Schalenhälften beginnt; hier bildet der dorsale Schalenrand eine schwache Einsenkung. An dem dorsalen Schalenrand endigen die Anwachszone in einem ansehnlichen Abstände voneinander, so daß sie ungefähr die zwei hinteren Drittel dieses Randes einnehmen (Fig. 2).

Der Ursprung der Schale von der dorsalen Körperregion findet sich in den beiden Maxillensegmenten, die dorsal und seitlich mit der Schalenduplikatur verwachsen sind, bzw. aus deren dorsaler und seitlicher Wand die Schalenduplikaturen sich ausstülpfen, wobei in der schief von vorn dorsal nach hinten und ventral herabziehenden Verwachsungszone dorsal die zwei Connectivmuskeln (Fig. 2 *Mc*), seitlich der Adductor der Schale (Fig. 2 und 16 *MSch*) und der Ausführungsgang der Schalendrüse (Fig. 16 *Nph*) verlaufen.

Der Körper des Tieres besteht aus drei Regionen: Kopf, Thorax und Abdomen, welche zusammen 32 Segmente besitzen.

Über die Zahl der Kopfsegmente finden sich in der Literatur zwei verschiedene Ansichten. CLAUS betrachtet in seiner Arbeit über die Organisation und Entwicklung von *Branchipus* und *Artemia* (86b, S. 14) den Kopf der Branchiopoden als aus fünf Segmenten bestehend; wogegen nach der Ansicht von SPANGENBERG (78, S. 477) zu der Kopfreion nur die drei ersten Segmente gehören; die beiden Maxillar-segmente rechnet er zum Thorax und nennt sie Vorderleib, im Gegensatz zu dem beintragenden Teile des Tieres, dem sogenannten Hinterleibe.

Die anatomische Untersuchung der *Limnadia* gibt mir folgende Beweise der Bedeutung einer solchen Unterscheidung: 1) In den drei ersten Segmenten finden wir keine doppelten Querkommissuren zwischen den Ganglien der Bauchkette; dagegen sind die Ganglien der Maxillen und der Beine durch doppelte Kommissuren verbunden. 2) Die Längsmuskelstränge (dorsale und ventrale) verlaufen durch die sämtlichen bein- und maxillenträgenden Segmente bis an das Mandibelsegment. 3) Das Herz erstreckt sich durch die Segmente der Maxillen und der zwei ersten Beinpaare. 4) Die Maxillen haben eine große Ähnlichkeit mit den sogenannten Maxillarfortsätzen der Beine, und vollziehen die gleichen Bewegungen bei der Nahrungsaufnahme wie diese (beide strudeln die Nahrungspartikelchen in der Bauchrinne zu den Mandibeln).

Im Verlaufe der Entwicklung der *Limnadia*, wie sie von G. O. Sars beschrieben wurde (96, S. 100—106), zeigt sich ebenfalls die Ähnlichkeit zwischen den Bein- und Maxillensegmenten und der Unterschied zwischen letzteren und den drei vordersten Segmenten. In dem Naupliusstadium nämlich, wo das Tier aus dem Kopfe und dem Abdomen besteht, besitzt es nur zwei Paare von Antennen und ein Paar Mandibeln. Die Maxillen erscheinen erst später, wenn auch die Anlage der Schale sichtbar wird.

Aus dem Gesagten folgt, daß bei der *Limnadia*, die jedenfalls im Vergleich mit den andern Crustaceen eine ziemlich primitive Form darstellt, keine scharfe Grenze zwischen den Segmenten der Mundgliedmaßen und derjenigen der Beine existiert.

Das vorderste oder erste Segment, von welchem die ersten Antennen entspringen, enthält das Gehirn, das einfache und die zusammengesetzten Augen (Fig. 2). Dieses Segment betrachtet CLAUS (86a, S. 6) als ungleichwertig den folgenden Metameren und vergleicht

es mit dem Kopfabscnitte der Anneliden. Die ersten Antennen, welche ausschließlich als Sinnesorgane dienen, bestehen der Länge nach aus zwei Abschnitten (Fig. 13); in dem basalen heftet sich der zugehörige Muskel an, der distale trägt auf seiner nach unten gerichteten Seite 8—10 Ausbuchtungen, welche von den Geruchszyclindern besetzt sind. Es wird oft angegeben, daß diese Antennen von dem Grunde der Oberlippe entspringen. Das ist insofern ungenau, als die Oberlippe eigentlich dem zweiten Segmente angehört. Die wirkliche Ursprungsstelle der Antennen ist in dem ersten Segmente seitlich und etwas hinter dem Gehirn (Fig. 2).

In dem zweiten Segmente liegt die Mundöffnung (Fig. 2 *Or*) und verläuft der Schlund (Fig. 2 *Vl*). Die Ruderantennen (Fig. 2 *A*², Fig. 10) stellen die Gliedmaßen dieses Segmentes dar. Sie entspringen seitlich von dem Schlunde, und jede beginnt mit einem Basalabschnitt, in welchem zwei Glieder zu unterscheiden sind: das erste (Fig. 10 *b*), einfache, trägt an seiner äußeren Seite distal einen stummelförmigen, beborsteten Fortsatz; das zweite (*b*¹) ist durch Ringelung in 8—11 Ringel geteilt, mit Tastborsten versehen und trägt zwei Spaltäste (*ex* und *en*), welche auch aus Gliedern bestehen, deren Zahl an dem inneren Ast (*en*) 10—12 und an dem äußeren (*ex*) 11—13 beträgt. Der nach vorn gerichtete Rand der Äste ist mit hakenförmig gebogenen kurzen Dornen (Fig. 10^a), der hintere Rand dagegen mit Tastborsten besetzt. Die Dornen scheinen zum Festhalten des Tieres an äußeren Gegenständen zu dienen, welche Meinung auch G. O. Sars (96, S. 112) nach Beobachtung der lebenden *Limnadia* ausspricht. Als Bildungen des zweiten Segments sind die Oberlippe (Fig. 2 *Lbr*, Fig. 12) und das sich an der Vorderseite des Kopfes erhebende Scheitelorgan (Fig. 2 *So*, Fig. 45) zu bezeichnen, welche beide von den, in diesem Segmente liegenden Unterschlundganglien innerviert werden.

Das dritte Segment trägt die großen Mandibeln (Fig. 2 und 14 *Mdb*), die sich über seine ganze Höhe erstrecken. Der Teil jeder Mandibel, welcher das Segment seitlich bedeckt, sieht blattförmig aus und ist nach außen gewölbt. Dies Blatt endet mundwärts mit einem in die Mundhöhle ragenden ovalen Zylinder (Fig. 14 *ke*), dessen innere Fläche zum Kauen dient und eine ganz besondere Struktur des Chitins zeigt. Auch das dorsale Ende des Blattes besitzt eine knöpfchenförmige chitinöse Verdickung (Fig. 14 *r*), welcher eine ebensolche der Segmentcuticula entspricht (Fig. 14 *v*); diese Stelle hat die Bedeutung einer festen Widerstandsachse bei den hebelartigen Bewegungen der Mandibel.

An der Basis des vierten Segments entspringen beiderseits die länglich dreieckigen ersten Maxillen (Fig. 2 und 14 *Mx*¹), die mit der Stelle ihres äußeren (dorsalen) oder spitzen Winkels an dem Segmente befestigt sind, und deren in die Mundhöhle ragenden Kauflächen lange Borsten und in ihren hinteren Hälften auch kurze Dornen tragen. Der der Oberlippe zugewendete vordere Rand der Maxille besitzt einen mit Borsten versehenen Höcker, der den später zu besprechenden Maxillarfortsätzen (Fig. 11 *Mxf*) der Beine sehr ähnelt. In demselben Segmente verläuft der beide Schalenhälften verbindende Quermuskel (Adductor der Schale Fig. 2, 9 *M.Sch*).

Die dem fünften Segmente angehörenden zweiten Maxillen (Fig. 2 und 14 *Mx*²) sind sehr klein. Ihre Form hat Ähnlichkeit mit der der ersten Maxillen; es fehlt ihnen jedoch der Höcker, und ihre Stellung ist eine andere, bei der Betrachtung von der Ventralseite etwas mehr längsgerichtete. Dorsal von ihnen befindet sich an jeder Seite des Kopfes ein langer, schlauchförmiger Anhang (Fig. 16 *Nphf*). Nach GRUBES Beschreibung (65, S. 266) soll dieser Anhang zur zweiten Maxille gehören; dagegen hat CLAUS (72 c, S. 361—362) seine richtige Bedeutung, als eines von dem Integument des Körpers entspringenden Schlauches, in welchem der Ausführgang der Schalendrüse verläuft, nachgewiesen.

Den Maxillensegmenten folgen die 26 beintragenden Segmente. Die Beine (Fig. 11) sind lang blattartig, nach vorn konvex gebogen. Die Gliederung der Beine ist sehr undeutlich. Man kann nur einen, aus zwei Gliedern bestehenden zylinderförmigen Basalabschnitt (*Pp*), den »Protopodit« HUXLEYS unterscheiden, von dem die beiden abgeplatteten Äste, Endopodit (*Endp*) und Exopodit (*Exp*) entspringen. Die Grenze zwischen den beiden Ästen ist schwer festzustellen, weil sie nicht der ganzen Länge nach gespalten, sondern in ihrer proximalen Region mehr oder weniger miteinander verwachsen sind. An der Medianseite des Protopodits sitzt ein dorsal gerichteter, mit Borsten besetzter Ladenfortsatz, der gewöhnlich Maxillarfortsatz genannt wird (*Mxf*). Der innere Rand des Endopodits bildet vier Lappen, welche mit zwei Reihen von Sinnesborsten besetzt sind. Der distale Teil des Endopodits ist dagegen nicht gelappt und trägt nur eine Reihe von Borsten innen und außen. Der einfach beborstete Exopodit erstreckt sich ventral- und dorsalwärts. An seiner Vereinigungsstelle mit dem Protopodit sitzt ein längsovales, glattes Kiemen-säckchen oder Epipodit (*Epp*). Dieser Bau wiederholt sich an sämtlichen Beinen; nur sind die Exopodite des neunten, zehnten und

elften Beinpaars nach oben sehr stark verlängert und erstrecken sich als Fäden bis in den Raum zwischen dem Rücken des Tieres und der Schale, wo sie zum Festhalten der Eier dienen (*Erpf*). Die Beine werden nach hinten immer kleiner, und die hintersten sind so klein, daß ich die genaue Beinzahl nur auf Sagittalschnitten feststellen konnte. Außer den Sinnesborsten, welche sich an den Beinen befinden, trägt jedes Segment, mit Ausnahme von einigen vorderen, eine Anzahl von solchen Borsten auf der Rückenseite (Fig. 2 *SiB*).

Das Abdomen läßt keine Segmente unterscheiden und trägt keine Gliedmaßen. Es ist stark mit Stacheln und Dornen bewaffnet. Seine vordere Hälfte trägt dorsal 10—11 kurze Dornen (Fig. 2 *d*) und zwei nach hinten gerichtete Sinnesborsten (*SiB*); unmittelbar hinter diesen spaltet sich das Abdomen, indem zwei hintere Abdominalplatten sich bilden, von welchen jede noch 16—19 Dornen trägt (*d*) und mit einem Stachel endet. Außerdem entspringen zwei lange Furcalstacheln (*Fst*) von dem dorsalen Ende des Abdomens über der Enddarmöffnung; auch sie sind mit kleinen Dornen besetzt und nach oben gekrümmt.

Historische Übersicht.

Nach der Beschreibung der äußeren Organisation des Tieres will ich kurz die Angaben erwähnen, welche von den früheren Autoren über die europäische *Limnadia* gemacht wurden.

C. LINNÉ beschreibt in seinem *Systema naturae* (1758, S. 3003) den *Monoculus lenticularis*, den er in Finnland gefunden hat. Von den späteren Autoren wurde die Identität dieses Tieres mit der *Limnadia* festgestellt. Die LINNÉsche kurze Beschreibung, »Testa compressa lentiformi«, ist charakteristisch für *Limnadia*, im Gegensatz zu den andern Gattungen derselben Familie der Estheriden; die Schale von *Estheria* besitzt nämlich zwei Wirbel, die von *Limnetis* ist beinahe kugelförmig; die Schale letzterer beiden Gattungen kann also nicht linsenförmig genannt werden.

Im Jahre 1804 beschrieb J. F. HERMANN die von seinem Vater in der Nähe von Straßburg gefundene *Daphnia gigas*, deren Identität mit dem *Monoculus lenticularis* LINNÉs er für sehr wahrscheinlich hielt. Die Abbildungen HERMANNs zeigen große Ähnlichkeit mit der *Limnadia*, ebenso seine Beschreibung mit Ausnahme eines Punktes, indem er der Schale einen »dos antérieurement bossu« zuschreibt,

welche Worte den Verdacht erwecken, als ob die Schale seiner *Daphnia gigas* mit Wirbeln versehen sei.

A. BRONGNIART fand im Jahre 1819 im Wald von Fontainebleau ein Krebschen, dem er den Namen *Limnadia* (Teichgöttin) *Hermanni* gab. Er bezweifelte die Identität seiner *Limnadia* mit der *Daphnia gigas* HERMANNNS nicht und gab die erste ausführliche Beschreibung nicht nur der äußeren Gestalt, sondern auch der Anatomie des Tieres.

Ebenso betrachtete E. M. MILNE-EDWARDS bei der Beschreibung der BROGNIARTSchen *Limnadia Hermanni* (1840, S. 362) sie als identisch mit der *Daphnia gigas*.

Die HERMANNNSche Schilderung der Schale veranlaßte im Jahre 1849 W. BAIRD, die *Daphnia gigas* für eine *Estheria* zu halten. Er hielt also die *Limnadia Hermanni* Brongn. von seiner *Estheria gigas* Herm. für verschieden.

Dagegen hob GRUBE (1865, S. 269) hervor, daß die oben angeführten Worte HERMANNNS nur darauf hinweisen, »daß die größte Höhe des Rückens vor der Mitte liegt, was bei der Eiform der Limnadienschale zutrifft«. Auch die genaue Untersuchung der übrigen von HERMANN angegebenen Merkmale führte GRUBE zu der Überzeugung, daß die *Daphnia gigas* Herm. nichts andres als die *Limnadia Hermanni* Brongn. ist.

In den Jahren 1864—1866 beschrieb A. LEREBOULLET *Limnadia Hermanni*, die er in großer Anzahl nicht weit von Wolfisheim, 7 Kilometer von Straßburg, gesammelt hatte. LEREBOULLET war der erste, der die Entwicklung der *Limnadia* beobachtete.

F. SPANGENBERG veröffentlichte im Jahre 1878 eine Abhandlung über die Anatomie der *Limnadia Hermanni* Brongn., welche er in der Umgebung von Neustadt (in Mecklenburg) gefunden hatte. In dieser Abhandlung wurde besonders ausführlich das Nervensystem geschildert.

Ferner wurde die *Limnadia* von J. SAHLBERG (1875) in Finnland, von V. LILLJEBORG (1871) in Schweden und von G. O. SARS (1885) in Norwegen gefunden. Diese drei Autoren haben die Identität der *Limnadia Hermanni* Brongn. mit dem *Monoculus lenticularis* L. festgestellt, und daher den Namen *Limnadia lenticularis* L. sp. eingeführt. E. SIMON betrachtet in seiner Untersuchung über »Crustacés du sous-ordre des Phyllopoies« (1886) die europäische *Limnadia* auch allgemein als *Limnadia lenticularis* L.

Bei den oben erwähnten Autoren finden wir einige Verschiedenheiten in den Angaben über die Morphologie des Tieres. So wird

die Größe der Schale von 8×5 mm (SPANGENBERG) bis 17×13 mm (LILLJEBORG) angegeben, nach LINNÉ ist sie sogar »latitudine extimi articuli digiti«. Die Zahl der Anwachszone soll von 2—3 (BAIRD) bis 15 (LILLJEBORG) betragen. Die Farbe der Schale wird als bernsteingelb (HERMANN), als gelblich (BRONGNIART) oder als olivengrün (LILLJEBORG) bezeichnet. Über die Zahl der Beine berichtet GRUBE, daß sie nach den Angaben der verschiedenen Autoren 18—26 sei. Ebenso verschieden lauten die Berichte über die Zahl der Ruderantennenglieder und der Ausbuchtungen der ersten Antennen. Alle diese Unterschiede in den Angaben lassen sich zum Teil wohl durch das verschiedene Alter der untersuchten Tiere, zum andern Teil vielleicht durch die verschieden genauen Untersuchungsmethoden erklären.

Nur eine Differenz möchte ich hier hervorheben, die nicht so leicht zu erklären ist. Im Gegensatz zu allen übrigen Beschreibungen und Abbildungen, welche die Schale der *Limmadia* als eiförmig schildern, zeigen die Abbildungen von G. O. SARS (96, Taf. XIV, Fig. 1, Taf. XV, Fig. 1) den hinteren Teil der Rückenkante der Schale etwas nach oben gekrümmt, was der ganzen Kante eine schwach S-artige Form verleiht. Die Farbe dieser Kante, welche gewöhnlich als braun oder dunkelbraun bezeichnet wird, bestimmte SARS als »a very conspicuously dark grey colour« (96, S. 95). Da aber alle übrigen von SARS angegebenen Merkmale mit denen der andern Autoren ziemlich übereinstimmen, so hat man keinen sicheren Grund, die Identität seiner *Limmadia* mit jener der andern Autoren zu bezweifeln.

Untersuchungsmethoden.

Zur Konservierung der Tiere, welche Herr Prof. SCHUBERG ausführte, wurden verschiedene Mittel verwendet: sog. GILSONsche Flüssigkeit (Gemisch aus Salpetersäure, Essigsäure, Sublimat und Alkohol), Sublimatessigsäure, Pikrinschwefelsäure, Pikrinosmiumschwefelsäure, absoluter und 75%iger Alkohol. Am besten haben sich die beiden ersten Gemische bewährt, besonders die GILSONsche Flüssigkeit, welche wegen des Salpetersäuregehaltes den Chitinpanzer erweicht, was die Objekte leichter schneidbar macht, ohne dabei die Gewebe zu zerstören.

Die Untersuchung der äußeren Gestalt und der gröberen Anatomie (Darmkanal mit den Leberschläuchen, Ovarien, Schalendrüse, Zentralnervensystem) habe ich mittels Präparation unter der Lupe

angestellt; für die feineren anatomischen und histologischen Verhältnisse wurden Schnitte von 25—1 μ Dicke angefertigt¹.

Von den Färbungen *in toto*, vor dem Einbetten in Paraffin, sind die mit Boraxkarmin, 1%iger Osmiumsäure und Holzessig (nach SCHUBERG, diese Zeitschrift, Bd. LXXIV, S. 189) auch die mit 0,2%igem wäßrigen Hämatoxylin und 1%igem chromsauren Kali zu erwähnen, welche beiden Methoden sich als gut erwiesen haben; nur färbt Boraxkarmin die Kerne recht schwach, was die Untersuchung manchmal wesentlich erschwert. In allen genannten Flüssigkeiten habe ich die Objekte 24 bis 48 Stunden gelassen. Von verschiedenen erprobten Nachfärbungen auf dem Objektträger habe ich die besten Resultate mit polychromem Methylenblau nach UNNA (für die Boraxkarminpräparate) und mit 1%iger wäßriger Säurefuchsinlösung (für die Hämatoxylinpräparate) bekommen. Zum Studium der feineren Strukturen wurde starke Färbung mit Gentionaviolett oder mit Methylviolett 6B häufig verwendet, und die Präparate in Wasser untersucht. Mit Methylviolett 6B habe ich auch sehr gut gefärbte Präparate des durch Verdauung isolierten Chitinpanzers erhalten, wobei ich die Objekte nach der Färbung mit 10%iger wässriger Tanninlösung und 3%iger wäßriger Lösung von Brechweinstein fixierte (nach SCHUBERG, diese Zeitschr., Bd. LXXIV, S. 194).

Zur Isolierung des reinen Chitins wurden die Tiere 4 Tage lang in künstlichem Magensaft verdaut, und dann 2 Tage mit 10%iger Kalilauge oder längere Zeit (etwa 8 Tage) mit 2½%iger Salzsäure behandelt.

Anatomie und Histologie.

I. Integument.

1) Chitinpanzer. Das Tier ist von einem im allgemeinen dünnen Chitinpanzer bekeidet, der an einigen Körperstellen verdickt ist. Diese Verdickung wird entweder dadurch erreicht, daß die Cuticula an den betreffenden Stellen bei der Häutung nicht abgeworfen wird, so daß zu den älteren Lagen die neuen hinzukommen,

¹ Im Gegensatz zu der folgenden Meinung von G. O. Sars (96, S. 95): »By the ordinary imbedding and section method, not much information is to be gained, and this mode of investigation, now so widely employed, seems on the whole, to be of very little use as regards Crustaceans« mußte ich nicht bloß für histologische Strukturen, sondern auch zum Nachweis mancher anatomischen Tatsachen, z. B. des Ausführanges und Endsäckchens der Schalendrüse, des Oviducts, der Augenkammer u. a. Schnitte anfertigen.

wie es z. B. an der äußeren Schalenfläche der Fall ist; oder dadurch, daß die Epidermiszellen eine dickere Cuticularlage ausscheiden. Das letzte beobachten wir an den Stellen, welche, als Träger der Sinnesorgane besonders geschützt sein sollen, z. B. an den ersten Antennen und dem Scheitelorgan, weiter an den Stellen, welche als Schutzorgane funktionieren, wie dem Endsegment mit seinen Stacheln und Dornen, und endlich finden wir eine besonders starke Chitinverdükung an den Kauflächen der Mandibeln. Auch die einzelnen Chitinlagen der äußeren Schalenwand sind dicker als die der inneren.

Bei der Betrachtung der in Kanadabalsam eingeschlossenen Schnitte erscheint die Cuticula entweder strukturlos oder auf den Querschnitten fein geschichtet. Wenn man dagegen stärkere Färbungsmittel anwendet und die stark gefärbten Präparate in Wasser untersucht, so kann man eine feine Struktur nachweisen, welche derjenigen der Innenlage des Flußkrebspanzers nach BÜTSCHLI'S Untersuchungen (98) entspricht. Fig. 19 zeigt diese Struktur auf einem Querschnitte durch die äußere Schalenwand. Diese Wand wird, wie ich eben erwähnte, so gebildet, daß zu den vorhandenen Chitinlagen bei jeder Häutung immer eine neue hinzukommt. Dadurch erreicht die Wand eine so beträchtliche Dicke (auf der betreffenden Figur 17 μ), daß das Querschneiden der Cuticula leicht möglich ist. Von den drei auf der Figur dargestellten Chitinlagen ist die innere (a), also die jüngste, für die Untersuchung geeigneter, weil sie die lockerste ist. Wenn die äußere Lage (c) schon so kompakt geworden ist, daß man dort nur die Schichtung unterscheiden kann, so sieht man in den inneren Lagen, daß die abwechselnden Schichten weder gleich beschaffen, noch homogen sind; dunklere Schichten wechseln mit helleren ab. Die dunklere Färbung der ersten wird durch ihre dichtere Beschaffenheit hervorgerufen; man sieht nämlich, wie das BÜTSCHLI auch in dem Flußkrebspanzer beobachtete, daß zufällige Risse auf den Querschnitten immer durch die helleren Schichten gehen (98, S. 375). Sowohl die dunklen, als auch die hellen Schichten sind durch feine Vertikallinien untergeteilt, bestehen also aus je einer Schicht von Alveolen. Diese Auffassung wird bei der Betrachtung der Cuticula von der Fläche durchaus bestätigt. Die Fig. 20 und 21 zeigen das Flächenbild der Chitinlage der ersten Antennen. Hier sieht man die typische Wabenstruktur mit rundlich-polygonalen Alveolen, deren Durchmesser ungefähr 1 μ beträgt. Die Vergleichung der beiden Figuren, von welchen Fig. 20 bei tiefer, Fig. 21 bei hoher Tubuseinstellung gezeichnet ist, ergibt, daß die Wabenwände viel

stärker lichtbrechend sind als der Wabeninhalt. In der Flächenansicht der Cuticula sind ferner sehr gut die Zellbezirke zu unterscheiden (Fig. 20—21). Sie sind, wie die Epidermiszellen, polygonal und ihre Größe entspricht auch der der Epidermiszellen. Diese Zellbezirke sind voneinander durch zwei sich gegenseitig berührende Alveolarsäume abgegrenzt, welche den beiden benachbarten Zellbezirken angehören. Die Alveolen dieser Säume sind kleiner als die übrigen Waben der Cuticula, und deswegen erscheinen die Grenzen der Zellbezirke bei tiefer Einstellung des Tubus etwas dunkler, weshalb sie schon bei schwacher Vergrößerung sichtbar sind.

GRUBE hat bei der Betrachtung der Cuticula der *Estheria*-Schale von der Fläche auch eine netzige Struktur beobachtet. Seine Beschreibung der Netzmaschen (65, S. 224) aber, welche »in der Regel fünf- oder sechseckig von ungleicher Größe (so daß ihr Durchmesser etwa von 0,0002—0,0007 Zoll schwankt)« sind, beweist, daß er nur die Grenzen der Zellbezirke beobachtete. Die auf den Fig. 20 und 21 abgebildeten Zellbezirke haben auch einen Durchmesser von etwa $10\ \mu$, d. h. 0,0004 Zoll, dagegen sind die Alveolen oder Waben, wie gesagt, nur etwa $1\ \mu$ groß.

Von dem geschilderten Typus weicht das viel dickere (etwa 0,1 mm) und komplizierter gebaute Chitin der Mandibelkaufäche ab (Fig. 22 bis 24). Dieses besteht aus drei verschieden gebauten Lagen (cu_1 — cu_3). Die äußere (cu_1) zeigt auf den Längsschnitten (Fig. 22) eine Reihe von streng parallelen, regelmäßig senkrecht zur Oberfläche angeordneten Streifen. Bei starker Vergrößerung (Fig. 23) und besonders gut auf Flächenschnitten (Fig. 24 cu_1) überzeugt man sich, daß diese Streifung durch feine Kanälchen hervorgerufen wird, welche die Grundsubstanz des Chitins durchsetzen. Ihr Durchmesser erreicht kaum $1\ \mu$. Bemerkenswert ist, daß im Inneren dieser Kanälchen keine zerkleinerten Nahrungspartikelchen vorhanden sind, obgleich die Kanälchen nur an den proximalen Enden geschlossen, nach außen dagegen geöffnet erscheinen. Dieser Umstand läßt vermuten, daß sie vielleicht nicht leer sind, sondern eine fein strukturierte Masse enthalten, wie das BÜTSCHLI (98) in den Säulchenkanälen des Panzers von *Astacus fluviatilis* beobachtet hat, und zu deren Nachweis die Methoden erforderlich sind, welche BÜTSCHLI für seine Untersuchung verwendete.

Die mittlere Chitinlage (Fig. 22—24 cu_2) enthält horizontale Kanälchen, welche die ovale Kaufäche quer durchziehen (Fig. 15) und an dem hinteren, der Oberlippe zugewendeten Rande sich öffnen. Diese Kanälchen sind breiter, als die der Außenlage, sie

haben einen ovalen Durchmesser, dessen Höhe etwa $2\ \mu$, und dessen Breite etwa $1,5\ \mu$ erreicht. Sie verlaufen schwach S-förmig gebogen. An dem hinteren Rande der Kaufläche werden die Oberseiten der Kanäle gespalten, und hier verlaufen die Kanälchen eine kleine Strecke läng, bis an das Ende der Kaufläche, als offene Rinnen (Fig. 15 B). Gewöhnlich entsprechen jedem Horizontalkanälchen zwei Kanälchen der Außenlage. Nur an dem unteren, dem Schlunde zugewendeten Ende des Ellipsoids der Kaufläche (Fig. 15 A) sind die Horizontalkanälchen breiter, so daß über jedem mehrere vertikale Kanälchen stehen, welche an der Öffnungsstelle des Horizontalkanals mehr oder weniger rückgebildet sind, was zur Bildung der dickeren Lamellen führt, die auf den Längsschnitten als oben fingerförmig ausgebreitete Zähne erscheinen (Fig. 22). Unter den Horizontalkanälen liegt die innere Chitinlage der Kaufläche (Fig. 22—24 *cu*₃), deren Masse viel dunkler tingierbar ist als die der beiden äußeren Lagen und die gleichfalls von vertikalen Kanälen durchsetzt wird. Letztere sind an beiden Enden geschlossen, wobei sie sich gegen die Enden allmählich verengern, so daß sie in der Mitte der Kaufläche, wo sie ganz gerade verlaufen, eine langspindelförmige Gestalt zeigen. Ihr Verlauf ist aber viel unregelmäßiger als der der Kanälchen der äußeren Lage. Sie sind mehr oder weniger gebogen, besonders an den Rändern der Kaufläche; ihre Wände ziehen häufig nicht parallel und schicken Verzweigungen in die Kanäle. Jedem Horizontalkanale der mittleren Lage entspricht immer ein Kanal der Innenlage, dessen Durchmesser im Durchschnitt etwa $2\ \mu$ ist, und welcher außen in der Zwischenmasse zwischen zwei Horizontalkanälchen endigt.

Die Chitinmasse der Mandibelkaufläche besitzt eine sehr dichte Konsistenz, und es ist mir nicht gelungen, in ihr irgend welche feinere Struktur nachzuweisen, obgleich ich überzeugt bin, daß dieselbe nicht fehlen dürfte.

2) Epidermis. Die Epidermiszellen zeigen bei Flächenbetrachtung fünf- und sechseckige Umrisse, die zum Teil mehr oder weniger in die Länge gezogen sind (Fig. 26). Sie sind nur sehr schwach färbbar; ihr Plasmagehalt ist spärlich und die Kerne sind chromatinarm; nur der Nucleolus ist gewöhnlich stark gefärbt. Die Höhe der Zellen entspricht im allgemeinen der Dicke der von ihnen ausgeschiedenen Cuticula. Dies zeigt besonders deutlich Fig. 27, welche einen Querschnitt der Schale darstellt. Die äußeren Epidermiszellen (*epd.a*), welche dickere Chitinlagen ausscheiden, sind viel höher als die inneren (*epd.i*),

und dementsprechend ist die Größe der letzteren in der Fläche viel bedeutender, was Fig. 26 deutlich zeigt, auf der beide Epidermis-lagen von der Fläche zu sehen sind. Dem stark verdickten Chitin der Mandibelkaulflächen entsprechen auch besonders hohe und schmale Zellen, deren Höhe $140\ \mu$ erreicht, während die gewöhnlichen Epidermiszellen nur etwa $2-5\ \mu$ hoch sind. Diese hohen Zellen erscheinen auf den Längsschnitten (Fig. 22) fadenförmig ausgezogen. Sie sind im Vergleich mit den andern Epidermiszellen durch ihren Gehalt an Plasma ausgezeichnet, welches hier eine längsstreifige Struktur zeigt.

Die Ausscheidung der Cuticula ist jedoch nicht die einzige Funktion der Epidermiszellen. Sie bilden außerdem Verlängerungen in die Leibeshöhlenräume des Tierkörpers, welche dort die Rolle der Binde substanz spielen. Diese Tatsache wurde schon von M. BRAUN für den Flußkreb und von CLAUS für *Branchipus* erwiesen. Die Zellverlängerungen bilden erstens Connectivfasern, welche in dünnen Körperteilen (Schale, Beine) die entgegengesetzten Epidermischichten miteinander balkenartig verbinden (Fig. 27), oder zum Festhalten der andern Organe, z. B. der Schalendrüse (Fig. 37) und der Bauchlamelle (Fig. 25), dienen. Zweitens werden aus diesen Verlängerungen Netzgerüste gebildet, welche größere, von andern Organen freie Leibeshöhlenräume erfüllen, wie es z. B. in dem Abdomen (Fig. 52) und in dem Scheitelorgane (Fig. 45, 46) der Fall ist. In dem Raume zwischen diesen Zellfortsätzen zirkuliert Blut. Die Fig. 25, 26 und 27 zeigen, wie im Innern jeder Epidermiszelle um den Zellkern herum Fibrillen auftreten, welche sich nach außen verlängern und miteinander zu den Connectivfasern vereinigen; letztere verlaufen entweder einzeln von je einer Epidermiszelle aus (Bauchlamelle, Fig. 25), oder es vereinigen sich die Fasern mehrerer Zellen zu einem Strang (Schale, Fig. 26). In diesem Falle beobachteten wir so charakteristische Flächenansichten mit sternförmigen von mehreren benachbarten Zellen zusammentretenden Fasern, wie Fig. 26 zeigt. In dem Netzgerüste des Abdomens und des Scheitelorgans scheinen manchmal Kerne vorhanden zu sein, woraus folgen würde, daß dieses Gerüst aus wirklichen Bindegewebszellen besteht. Die genauere Untersuchung aber ergibt stets, daß diese Kerne Blutkörperchen angehören, die sich oft an die Ecken des Gerüsts anlegen und Bindegewebszellen vortäuschen.

II. Muskulatur.

1) Anordnung der Muskeln. Die Muskulatur der *Limnadia* ist durchaus metamer angeordnet. In allen Thorakalsegmenten haben sowohl die im Rumpfe selbst liegenden, als auch die zur Bewegung der Extremitäten dienenden Muskeln stets denselben Verlauf, und diese Anordnung läßt sich sogar noch in den Kopfsegmenten teilweise verfolgen, wie nachher genau geschildert werden soll.

Im Thorax verlaufen die Muskelstränge in drei Richtungen: longitudinal, dorsoventral und transversal. Ein Paar dorsale und ein Paar ventrale Längsmuskeln (Fig. 17 *M.dr*, *M.v*) entspringen an der Grenze zwischen dem Mandibel- und dem 1. Maxillensegment (Fig. 9); sie ziehen von da durch die beiden Maxillar- und alle Thorakalsegmente bis zum Anfang des Abdomens. Die Muskelstränge sind den Segmenten entsprechend metamer gebaut, indem in der Mitte jedes Segments eine quere Lage von Sarkoplasma in den Muskelstrang eingeschaltet ist.

Von den dorsalen Längsmuskeln sind zwei kurze Muskelstränge zu unterscheiden, welche in den beiden Maxillarsegmenten den Körper mit der Schale dorsal verbinden (Fig. 9 *M.c*); der eine von diesen Muskeln, der stärkere, dient zum Vorziehen des Körpers, der davor gelegene schwächere zum Emporziehen des Kopfes.

Die dorsoventralen und transversalen Thoraxmuskeln samt den in der Bauchregion beginnenden Beinmuskeln entspringen alle von einer sehnigen Bauchlamelle, welche längs des Bauchmarks von dem zweiten Maxillensegment bis zum Hinterende des Thorax zieht (Fig. 17, 25 *V.Se*). Diese Lamelle verläuft horizontal und parallel der Bauchwand. Zahlreiche Fortsätze der darunter liegenden Epidermiszellen steigen zu dieser Lamelle auf und befestigen sich an ihr. Ich halte es sogar für sehr wahrscheinlich, daß die ganze Bauchlamelle ein Produkt dieser Fortsätze der Epidermiszellen und der zutretenden Muskeln ist. Die dorsoventralen Muskelstränge (Fig. 9, 17 *M.dv*) liegen auf der Grenze von je zwei Segmenten und sind dorsal an der Körperwand und ventral an dem Seitenrand der Bauchlamelle befestigt. Die transversalen Stränge (Fig. 17 *M.t*) verlaufen von den beiden Rändern der Bauchlamelle horizontal zur Seitenwand des Körpers.

Die Bauchlamelle erstreckt sich, wie gesagt, nach vorn bis an die Grenze der beiden Maxillensegmente, wo wir dieselbe charakteristische Anordnung der Muskeln finden (Fig. 16), wie in dem Thorax.

Die transversalen Muskeln sind jedoch an diesem Ort mächtig verdickt und bilden den großen Quermuskel, welcher die beiden Schalenhälften miteinander verbindet (*Adductor testae*, Fig. 9, 16 *M.Sch*). Weiter vorn in der Kopfregion finden wir paarige Muskeln, die den Kopf dorsoventralwärts durchsetzen und an den Segmentgrenzen verlaufen (Fig. 9 *M.l.Lbr*, *M.dv*¹ und *M.dv*²), die also den dorsoventralen Muskeln des Thorax entsprechen. Das vorderste Paar dieser Muskeln (*M.l.Lbr*), welches das Segment der ersten Antennen von dem zweiten Segmente trennt, hat speziell die Funktion als Oberlippenheber (*Levator labri*, Fig. 9, 16 *M.l.Lbr*). Diese zwei Levatoren entspringen von der dorsalen Querfurche, welche über den zusammengesetzten Augen liegt und die Grenze zwischen den beiden ersten Segmenten bildet; in ihrem Verlaufe zur Oberlippe nähern sich diese Muskeln und verschmelzen miteinander, so daß an der Basis der Oberlippe endlich beide in einem Punkte inserieren.

Außerdem befinden sich im Kopfe folgende Muskelkomplexe:

In dem ersten Segmente: Drei Paare von Muskeln der zusammengesetzten Augen (Fig. 9 *M.Ag*), welche von der Seitenwand des Kopfes an der Basalregion der zweiten Antennen ihren Anfang nehmen und an der Augenkammerwand angeheftet sind.

Zwei kleine Muskeln dienen zur Bewegung der ersten Antennen (Fig. 9 *M.A*¹).

In dem zweiten Segment (Segment der zweiten Antennen) finden wir: Zwei starke Muskelbündel für jede zweite Antenne (Fig. 9, 16 *M.A*²), die von zwei verschiedenen Punkten des Segments entspringen. Jedes Bündel besteht aus drei Strängen, was ihnen eine gewisse Ähnlichkeit mit den Beinmuskeln verleiht. Die Stränge erstrecken sich bis zu dem distalen Ende des zweiten Basalgliedes der Antenne, wo sie inserieren. Von derselben Stelle des zweiten Basalgliedes treten je zwei Muskeln in jeden Ast der Antenne, von welchen der eine Muskel nur vier Glieder, der andre alle Glieder des Astes durchläuft (Fig. 10).

Ferner finden wir ein Paar von fächerförmigen Muskeln über dem Schlund zur Erweiterung des Schlundes (Fig. 9 *M.Vd*) und eine Anzahl Muskeln, welche die Oberlippe unter dem Schlund durchsetzen und die ebenfalls als Dilatatoren des Oesophagus (Fig. 9 *M.Vd*) und der Mundhöhle (*M.Lbr*) wirksam sind. Bei der Kontraktion letzterer Muskeln wird außerdem das Speicheldrüsensekret ausgepreßt.

Drittes Segment (Mandibelsegment): Hier finden wir die starken Muskeln, welche das Zusammenpressen und die reibenden Bewegungen der Mandibeln bewirken. Sie bestehen aus zwei horizontalen,

im Innern der Mandibeln sich fächerförmig ausbreitenden (Fig. 9, 16 *M.MdbI*) Muskeln, wozu sich noch zwei vertikale Muskeln (*M.MdbII*) gesellen. Diese vier Muskeln sind ähnlich den dorso-ventralen Rumpfmuskeln durch eine horizontale mediane Sehne untereinander verbunden.

Hierzu kommt: ein Paar schwächerer Muskeln, die zu dem dorsalen Teil der Mandibeln von der Seitenwand des Segments (Fig. 9 *M.MdbIII*) treten. Ferner ein Paar kleinere Muskeln (Fig. 9 *M.P*) zur Erweiterung der Mundhöhle. Diese letzteren Muskeln möchte ich als umgebildete transversale Muskeln zwischen dem dritten und vierten Segment auffassen. Ebenso sind die früher besprochenen fächerförmigen Dilatatoren des Schlundes als transversale Muskeln zwischen dem zweiten und dritten Segmente aufzufassen, weil ihre Lage derjenigen der transversalen Muskeln des Thorax entspricht.

In der Maxillenregion finden wir außer dem oben beschriebenen Adductor der Schale noch drei Paare von Muskelsträngen zur Bewegung der ersten Maxille in verschiedenen Richtungen (Fig. 9 *M.Mx¹*). Die Muskulatur der zweiten Maxillen ist sehr schwach entwickelt (*M.Mx²*).

Zur Bewegung jedes Beines dient folgendes Muskelsystem (Fig. 11, auch 9 und 17). In dem Protopodit (*Pp*) finden wir entsprechend der Bewegung nach drei verschiedenen Richtungen: 1) einen äußeren Muskel (*M.BI*), der von der Rückenseite des Tieres entspringt, und einen inneren (*M.BI*) von der Bauchlamelle entspringenden. Beide bewegen das Bein nach hinten. 2) Eben solche Muskeln, die das Bein nach vorn bewegen (*M.BII*). 3) Zwei Muskelstränge, die von der Bauchlamelle ausgehen und schräg durch den Protopodit verlaufen (*M.BIII*) zur Bewegung des Beines nach innen (bauchwärts).

In dem Protopodit verlaufen ferner zwei Muskeln (*M.BIV—V*), die den Maxillarfortsatz in Bewegung setzen. In dem Protopodit entspringen und ziehen distalwärts: 1) ein vorderer Muskel (*M.BVI*) zur Biegung des Beines nach vorn; 2) drei hintere Muskeln (*M.BVII*) zur Hebung und Krümmung des Endopodits nach hinten; 3) vier lange Muskelstränge (*M.BVIII*), welche an der hinteren Seite durch den ganzen Endopodit (*Edp*) verlaufen und seine vordere und äußere Krümmung bei ihrer Kontraktion verstärken.

Der Exopodit (*Exp*) wird von drei Muskeln bewegt, von welchen der eine (*M.BIX*) sich dorsalwärts in den dorsalen Fortsatz des

Exopodits begibt, die zwei andern (*M.BX, XI*) distalwärts den eigentlichen Exopodit durchziehen.

Von der Muskulatur, welche die inneren Organe (Darm, Herz, Oviduct) umgibt, werde ich bei der Beschreibung dieser Organe berichten.

2) Anheftung der Muskeln. Die Muskeln inserieren entweder an einem Punkte, wobei ihre Gestalt dann meist spindelförmig ist, oder ihre Enden zerfasern sich an den Anheftungsstellen. Es gibt jedoch auch Fälle, wo das eine Ende zugespitzt und das andre zerfasert ist. Die Zerfaserung der Muskelenden findet gewöhnlich bei direkter Anheftung an die Körperwand, ebenso auch am Oesophagus und Enddarm statt, also dort, wo die Muskelfasern mit den Epidermiszellen direkt in Zusammenhang treten.

Über die Frage, in welcher Beziehung die Muskelfibrillen der Arthropoden zu den Epithelzellen stehen, wurden verschiedene Meinungen ausgesprochen. Von den neueren Untersuchungen darüber ist die von NILS HOLMGREN (02) zu erwähnen. Dieser Autor findet bei den Insekten, daß die Muskelfibrillen entweder zwischen die Epithelzellen sich hineinschieben oder in die Zellen selbst eindringen; in jedem Falle aber verlaufen sie als solche bis an die Cuticula. Dagegen hat A. LABBÉ (02), welcher diese Verhältnisse bei *Nebalia* untersuchte, gefunden, daß die Muskelfibrillen nicht an der Cuticula befestigt sind, vielmehr sich mit besonderen Tonofibrillen verbinden, die in den Epithelzellen abgesondert werden. Der Zusammentritt der beiderlei Fibrillen vollzieht sich nach ihm an der Stelle der letzten Zwischenscheibe der einfach brechenden Elemente, so daß nach seinen Worten: »les derniers disques minces forment une membrane en continuité avec la basale de l'épithélium, qui n'est pas interrompue«. Dieselbe Art der Muskelinsertion hat auch S. MAZIARSKI (03) bei den Crustaceen beschrieben.

Bei der Untersuchung von *Limnadia* habe ich folgende Verhältnisse beobachtet (Fig. 29—31): Man sieht immer, daß die Muskelfasern an ihrer Ursprungsstelle an der Epidermis zuerst auf eine gewisse Strecke keine Querscheiben besitzen. Erst in einiger Entfernung von der Epidermis (*epd*) beginnt die Querstreifung, welche stets mit einer anisotropen Scheibe (*ans*) beginnt. Die Fig. 29 zeigt, wie die Fibrillen des Mandibelmuskels sich zwischen die Epidermiszellen einschieben und sich an der Cuticula (*cu*) befestigen. Selbst bei Untersuchung mit den stärksten Vergrößerungen in Wasser konnte ich keine Differenzierung dieser Fibrillen im Sinne LABBÉs und

MAZIARSKIS in Tono- und Myofibrillen nachweisen. — Ein etwas abweichendes Bild zeigt die Fig. 30, wo derselbe Mandibelmuskel dargestellt ist. Hier sehen wir in der Muskelfaser unter der Epidermis eine sehnartige Bildung auftreten (*sc*), welche CLAUS in seiner Arbeit über die Entwicklung von *Branchipus* und *Artemia* (86b, Taf. VIII, Fig. 7) auch abgebildet hat. Die Muskelfibrillen lassen sich jedoch distalwärts von dieser Substanz wieder verfolgen, genau wie bei der vorherbesprochenen Figur, ohne daß die Epithelzellen irgend welchen Anteil an der Muskelanheftung nehmen.

Auf Fig. 31 dagegen, welche die Insertion des Schalenmuskels zeigt, finden wir andre Verhältnisse. Hier erscheint nämlich das Muskelende auf eine große Strecke sehnartig umgeformt und nicht mehr fibrillär. Hier fehlt auch jede Spur von Muskelfibrillen zwischen den Epidermiszellen. Die Epidermis, an welcher sich diese sehnartige Ausbreitung der Muskelfaser befestigt, zeigt eine besondere Veränderung. Die Höhe der Epidermiszellen ist bedeutend vergrößert; ferner haben sich die Zellen deutlich in zwei verschiedene Formen differenziert, nämlich in schmale mit längsfaserigem Plasma und ovalen Kernen und in gewöhnliche Epidermiszellen, wie wir sie auf den Fig. 29 und 30 fanden, mit runden Kernen und spärlichem nicht faserigem Plasma. Letztere Zellen besorgen jedenfalls die Ausscheidung der Cuticula.

Eine Vermittlung der Epidermiszellen bei der Befestigung der Muskeln wurde schon bei der Beschreibung der Bauchlamelle erwähnt. Dort nehmen jedoch (Fig. 25) im Gegensatz zu dem eben beschriebenen Typus sämtliche Epithelzellen an dieser Vermittlung teil, indem sie sich als Connectivfasern bis zur Bauchlamelle verlängern, ohne ihre sekretorische Funktion aufzugeben.

An dieser Stelle möchte ich die Frage nach dem Vorhandensein eines inneren Chitinskelettes berühren, welches von LEYDIG (60, S. 18) bei Daphniden und seitdem bei den übrigen Entomotraken beschrieben wurde. CLAUS nimmt das Vorhandensein dieses Skelettes an, zu welchem er die Fortsätze der Epidermiszellen, die Muskelsehnern und die Bauchlamelle rechnet. Dabei erkannte er aber eine Verschiedenheit zwischen diesen Gebilden und der äußeren Cuticula. Er bemerkt, daß »die im Innern der Chitinogenzellen erzeugten Faserzüge und tiefen Sehnplatten von dem oberflächlichen Chitinalgewebe der Cuticula chemisch verschieden sind, indem sie sich bei Behandlung mit Färbungsmitteln, namentlich Boraxkarmin, sehr intensiv tingieren, während die Cuticularbekleidung und die eventuell

vorhandene unter derselben folgende Schicht kurzer Faserzüge ganz unverändert bleibt« (86b, S. 23). Ich habe, wie oben bemerkt, mit *Limnadia* Verdauungsversuche gemacht, wobei sich im Inneren des Körpers die Chitinecuticula bloß im Oesophagus, im Enddarme und den neu gebildeten, noch im Körper liegenden Borsten (Textfig. 1) nachweisen ließ. Die oben geschilderten Connectivfasern, die Netzgerüste und Sehnen, sowie die Bauchlamelle wurden völlig verdaut, woraus folgt, daß sie zweifellos nicht aus Chitin im chemischen Sinne bestehen.

3) Feinere Struktur der Muskeln. Die sämtlichen Muskeln der *Limnadia* sind quergestreift. Diese Querstreifung ist überall sehr gut ausgeprägt, nur die Ringmuskeln des Darmes zeigen sie sehr undeutlich, so daß zu ihrem Nachweis dort besonders geeignete Färbungen (Eisenhämatoxylin oder Hämatoxylin und Kaliumchromat), sowie stärkste Vergrößerung (Immers. 2 mm) notwendig sind. Die Muskelfasern sind gewöhnlich reichlich von Sarkoplasma umgeben, dessen Masse oft größer ist als die der kontraktiven Fibrillen (Fig. 8 *srp*). In diesem Sarkoplasma liegen die Kerne (*n.M.*), welche entweder ganz kugelig oder, wenn das Sarkoplasma nur einen dünnen Überzug bildet, abgeplattet sind (Fig. 29, 30).

Was den feineren Bau der kontraktiven Substanz angeht, so wird gewöhnlich angenommen, daß sie aus anisotropen und isotropen Querbändern bestehe, von welchen die letzteren durch eine Zwischenscheibe geteilt sind (Interseptalzonen, Septalzonen und Septallinien von HUXLEY 81). Eine andre Auffassung dieser Struktur haben O. BÜTSCHLI und W. SCHEWIAKOFF (91). Nach ihnen haben die kontraktiven Fibrillen oder kontraktiven Elemente wabigen Bau, welchen sie mit folgenden Worten beschreiben: »Auf den Querschnitten erscheinen die kontraktiven Elemente je nach ihrem Bau als Kreise, Ellipsen oder unregelmäßige Polygone, welche wiederum aus einzelnen dicht aneinander liegenden Waben aufgebaut sind. Letztere haben einen Durchmesser von etwa 0,6—0,8 μ . Auf den Längsschnitten der kontraktiven Elemente erscheinen diese Waben als längsgereichte, längliche Maschen (von 0,8—1 μ Länge), welche in ihrer Gesamtheit die Längsstreifung (fibrillären Bau) der kontraktiven Elemente bewirken« . . .; und weiter: »Die kontraktiven Elemente bestehen aus der Länge nach hintereinander gereichten, abwechselnd verschiedenartigen Abschnitten. Die Abschnitte der einen Art sind länger, matter und stärker tingierbar, die der andern sind kürzer, glänzender und schwächer tingierbar. Die ersten sind die anisotropen, die letzteren

die isotropen Querscheiben. Beide Sorten von Abschnitten bestehen aus je zwei Querreihen längsgerechter, ungefähr rechteckiger Waben oder Maschen, welche auf den Querschnitten als das oben geschilderte Wabenwerk erscheinen. Diese Differenzierung des Wabenwerks der kontraktile Elemente in der Längsrichtung in zweierlei verschieden lichtbrechende, abwechselnde Abschnitte bewirkt die charakteristische Querstreifung.«

In der späteren Literatur beschreibt GRUVEL (97) den wabigen Bau der Muskelfibrillen von Cirripeden, welchen er »une structure nettement alvéolaire« nennt. Er unterscheidet ebenfalls dunklere und hellere Alveolen, außerdem bemerkt er aber, daß auch die Zwischen-scheiben aus niedrigen Waben bestehen.

Bei der Untersuchung der *Linnadia*-Muskelfasern auf 1—2 μ dicken, in Wasser eingeschlossenen Schnitten (die ich jedoch nur als eine vorläufige zu betrachten bitte, da ich beabsichtige, den Bau dieser, wie anderer Muskelzellen eingehender zu verfolgen), konnte ich folgenden Bau der kontraktile Elemente feststellen (Fig. 28). Jedes fibrillenartige Element ist von den benachbarten durch eine einwabige Schicht von Sarkoplasma getrennt. In dem kontraktile Element, welches im erschlafften Zustande etwa 0,75 μ dick ist, sind zwei Arten von Alveolen zu unterscheiden: je zwei hintereinander liegende, dunkel tingierbare, welche ein anisotropes Querelement bilden und in der ruhenden Muskelfaser zusammen 3—4 μ lang sind (*ans*), und mit ihnen abwechselnd je zwei heller tingierbare Alveolen (*is*) von zusammen etwa 2 μ Länge. Die Ecken der Alveolen sind knotenförmig verdickt, besonders stark tritt dies an der Grenze der beiden helleren isotropen Alveolen hervor. Auf diese Weise wird hier eine schon mit schwächerer Vergrößerung bemerkbare Zwischen-scheibe gebildet (*zs*), welche im Gegensatz zur Annahme GRUVELS nicht aus besonderen Waben, sondern aus Knotenpunkten zu bestehen scheint. In der kontrahierten Muskelfaser werden die dunkleren Alveolen viel kürzer, dichter und dunkler; erscheinen daher auf Längsschnitten mehr spindelförmig, weshalb die Grenze zwischen den beiden Alveolen jedes anisotropen Elements nur sehr schwer zu unterscheiden ist.

Die Querwände der zwischen den kontraktile Fibrillen liegenden Sarkoplasma-waben verlaufen in denselben Abständen wie die der kontraktile fibrillenartigen Elemente, so daß auf dem Längsschnitte ein regelmäßig rechteckiges Netzbild entsteht. An der Peripherie der Muskelfaser besteht das Sarkoplasma aus unregelmäßig angeordneten Alveolen.

Am Schluß dieser Betrachtung möchte ich noch bemerken, daß die Abbildungen der Muskelfibrillen, welche sich in dem bekannten HUXLEYSchen Werk über den Krebs (deutsche Übersetzung 81, S. 155) und in der Untersuchung über die Muskelfibrille von RETZIUS (90) befinden, große Ähnlichkeit mit der eben beschriebenen Struktur haben. HUXLEY unterscheidet nicht nur die dunkleren Interseptal-zonen, welche mit den durchsichtigen Septal-zonen alternieren und die aus Körnchen bestehenden Septallinien, welche die letzteren in zwei Hälften teilen, sondern in der Mitte der Interseptal-zonen findet er auch Querlinien, welche unsrer Grenze der beiden kontraktiven Waben entsprechen. Auf den Abbildungen der Muskelfibrille von *Astacus fluviatilis*, welche RETZIUS (90, Taf. XVII) gibt, finden wir auch einige Knotenpunkte angedeutet, was ihr noch größere Ähnlichkeit mit meiner Fig. 28 gibt.

III. Nervensystem.

1) Anordnung des Nervensystems. Beschreibungen des zentralen Nervensystems finden wir bei BRONGNIART (20), LEROY-BOUTILLIER (65) und später bei G. O. SARS (96); sie sind jedoch unvollständig und schildern nur einzelne Teile des Systems. Ein ausführliches Gesamtbild gab SPANGENBERG (78). Meine Untersuchungen bestätigen im allgemeinen die Richtigkeit der Untersuchungen SPANGENBERGS, abgesehen von gewissen Einzelheiten, in welchen ich mit ihm nicht einverstanden bin.

Das Zentralnervensystem zeigt ebenso wie das der übrigen Phyllopoden einen primitiven Charakter, indem erstens die Ganglien der Gnathitensegmente nicht miteinander verschmolzen sind, und zweitens die beiden Stränge der Bauchkette ziemlich weit voneinander getrennt verlaufen.

Die Anordnung der Ganglien mit ihren Kommissuren und den peripher abgehenden Nerven ist folgende (Fig. 2, 16 und 43):

In dem vordersten Segmente liegt das Cerebralganglion (*Cbr*), welches aus drei Teilen besteht (Fig. 40, 41), nämlich dem Zentralteil, den beiden seitlichen Teilen, die zu den ersten Antennen gehören, und dem ventralen Teile, welcher das einfache Auge versorgt.

Der Zentralteil (*Cbr* Fig. 2 und 40) schickt nach vorn und etwas ventralwärts zu den zusammengesetzten Augen die beiden mächtigen Augennerven (*N.opt*), die kurz vor dem Übergang in die Retina zwei große Ganglia optici (*G.opt*) bilden. Von dem hinteren Abschnitt des Zentralteils entspringen die Nerven der ersten Antennen

(Fig. 43 *N.A*¹). Jeder dieser Nerven geht von einem gangliösen Seitenlappen des Zentralganglions aus (Fig. 41 III und IV), in welchen wir die mit den Cerebralganglien vereinigten Ganglien des ersten Antennensegments zu erkennen haben. Ventralwärts setzt sich das Cerebralganglion in den zum einfachen Auge tretenden mächtigen Gehirnteil fort (*G.Ag.e*). Diese Dreiteilung des Gehirns findet sich nach den Angaben von CLAUS (86b, S. 31) und SPENCER (02, S. 517) bei allen Phyllopoden. Dabei soll bemerkt werden, daß die von mir als seitlich und ventral bezeichneten Teile schon dem Larvenstadium angehören, dagegen der Zentralteil erst im Laufe der Entwicklung im Zusammenhang mit der Bildung der zusammengesetzten Augen entsteht.

Dorsalwärts steigen von dem Gehirn zwei Längskommissuren auf (*C*¹, Fig. 41 und 43), welche den Oesophagus umfassen, und von demselben dorsal (wegen der starken Umbeugung des gesamten Kopfes gegen die Ventralseite) in ein Paar, durch eine Querkommissur verbundener Unterschlundganglien (*G*¹) (zweite Antennensegmentganglien) übergehen. So kommt es zur Bildung eines Schlundrings. Der Abgang der großen Nerven (Fig. 2 und 42 *N.A*²) für die zweiten Antennen zeigt bei *Limnadia* primitiveren Charakter als bei den übrigen Branchiopoden, bei welchen diese Nerven, so z. B. bei *Branchipus* und *Apus*, von den Schlundkommissuren entspringen. Bei *Limnadia* sind sie (Fig. 42 *N.A*²) auch etwas vor die zugehörigen Ganglien (*G*¹), nach dem Cerebralganglion zu, gerückt, aber nicht so weit, daß sie von den Schlundkommissuren selbst, sondern vielmehr von der Übergangsstelle der Ganglien in die Commissuren ihren Ursprung nehmen, da, wo noch viele Ganglienzellen vorhanden sind. Auswärts von diesen Hauptnerven der Ruderantennen, welche sich sofort nach dem Austritt in zwei Äste spalten, schickt jedes Unterschlundganglion von der Stelle, wo die Querkommissur die beiden Ganglien vereinigt, noch einen kleineren Nerv in die zweite Antenne (Fig. 42 *N.a*²). Außerdem entspringt von jedem dieser Ganglien ein Nerv für das Scheitelorgan (*N.So*, Fig. 2).

In der Literatur wird oft von zwei Querkommissuren des Unterschlundganglions bei den Branchiopoden gesprochen. SPANGENBERG (78, S. 486) findet diese beiden Commissuren bei *Limnadia* und CLAUS (86b, S. 36) hält ihr Vorhandensein für ein Charakteristikum sämtlicher Phyllopoden. Ich konnte bei *Limnadia* über diese Verhältnisse folgendes feststellen (Fig. 42): An der hinteren Seite jedes Unterschlundganglions, in der Mitte zwischen den Abgangsstellen der

beiden Nerven der zweiten Antennen sieht man eine gangliöse Anschwellung (*G.rs*), welche im Innern gekreuzte Nervenfasern enthält und außen von einer Lage kleiner Ganglienzellen bedeckt ist. Beide Anschwellungen, welche nicht in dem Verlaufe der Bauchstränge selbst liegen, sondern Abzweigungen derselben bilden, sind durch zwei miteinander anastomosierende Querkommissuren verbunden (Fig. 42, 32 *Cq.rs*). Diese zwei Kommissuren hat SPANGENBERG für die zweite Querkommissur der Unterschlundganglien gehalten. Von jeder dieser gangliösen Anschwellungen entspringt nach hinten ein Nervenstrang, welche beide in die Oberlippe eintreten und dort miteinander verschmelzen, wobei in der Mittellinie zwei hintereinander liegende kleinere Ganglien (Lippenganglien) und mehrere Anastomosen (*Npl.Lbr*) gebildet werden, wie Fig. 42 zeigt. Aus dem hinteren Lippenganglion entspringt der Nerv, welcher die Oberlippe der Länge nach durchzieht (Fig. 32 *N*), sowie einige kleinere Nerven der Oberlippe. Aus dem vorderen Lippenganglion entspringen einige Nervenstränge zur Innervierung des Schlundes. Aus dieser Beschreibung folgt, daß die zwei an den Unterschlundganglien sitzenden Anschwellungen nichts anderes sind, als die visceralen Ganglien, von welchen ZADDACH (41) in seiner Abhandlung über *Apus* berichtet. Die besondere, von dem übrigen Nervensystem abweichende Natur dieses visceralen Ganglienapparates ist dadurch gekennzeichnet, daß seine Ganglienzellen durchschnittlich kleiner sind. Weiterhin ist besonders charakteristisch die Bildung zahlreicher Anastomosen sowohl zwischen den Kommissuren, als auch zwischen den davon ausgehenden Nervensträngen, was dem ganzen Apparat eine große Ähnlichkeit mit dem später zu besprechenden Nervenplexus des Abdomens gibt, welcher zur Innervierung des Enddarmes dient, also ebenfalls als Visceralnervenplexus aufzufassen ist.

Die in dem dritten Segmente liegenden Mandibelganglien (*G²*) sind durch eine dicke Querkommissur miteinander verbunden. Jedes von ihnen sendet einen Nerv aus, der sich spaltet, um einen Ast dorsal (wahrscheinlich zur Innervierung der vertikalen Mandibelmuskeln) zu schicken; der andre Ast teilt sich auch in zwei Stränge, welche beide in die Mandibel eintreten.

Alle ferneren in der Bauchkette liegenden Ganglienpaare sind übereinstimmend gebaut (Fig. 2, 43 und 43^a). Jedes hat zwei völlig voneinander gesonderte Querkommissuren, von welchen die vordere (Fig. 43) dicker, die hintere feiner ist. Jedes Ganglion entsendet mehrere Nerven. Ventral und etwas seitlich entspringen im allgemeinen

je drei Nerven, ein weiter vorn gelegener und zwei dicht beieinander austretende. Von der Dorsalseite des Ganglions entspringen je zwei feine Nerven zu der Körpermuskulatur.

Das erste Paar dieser Ganglien (G^3) innerviert mit je einem Nerv (Fig. 43 *N.Mx¹*), jede erste Maxille, mit einem dorsalen Nerv (*N.Sch*) jederseits den Schalenmuskel und schickt noch zwei dorsale Nerven (*N.M*) zu den übrigen Muskeln des Segments.

Von den Ganglien der zweiten Maxillen (G^4) gehen zwei Nerven in jede Maxille (Fig. 43 *N.Mx²*), und noch jederseits ein dorsaler Nerv zur Innervierung der Körpermuskeln (*N.M*).

Jedes Beinganglion ($G^5—G^{30}$) gibt in das zugehörige Bein von seinem vorderen ventralen Teile einen Nerv, welcher sich nach kurzem Verlaufe in zwei Äste spaltet. Von der hinteren Region des Ganglions entspringen dicht nebeneinander zu dem Bein zwei ventrale Nerven (Fig. 43^a, *N.B*, auch Fig. 2). Die Rumpfmuskulatur jedes Segments wird durch zwei dorsale Nerven des Ganglions versorgt (Fig. 43^a, *N.M*).

Im Abdomen finden sich keine deutlichen Ganglien. Es treten in diesen Körperteil zwei Längsstränge, die von den letzten Thorakalganglien nach hinten verlaufen und durch eine, unter dem Anfang des Enddarmes ziehende Querkommissur verbunden sind. Diese Stränge enthalten in ihrem Verlaufe einige Gruppen von kleinen Ganglienzellen (Fig. 36) und spalten sich nach kurzem Verlauf in mehrere Äste, welche untereinander geflechtartig anastomosieren und den früher schon erwähnten Nervenplexus bilden, der zur Innervierung der Enddarmmuskulatur dient (Fig. 2, 36 *Npl.Ed*). Von diesem Plexus gehen auch die Nerven zu den beiden abdominalen Sinnesborsten (Fig. 2 *Si.B*).

Interessant ist die Art und Weise, in welcher die Bauchkette von der Bauchlamelle unterstützt wird. Auf Sagittalschnitten (Fig. 44) sehen wir, daß immer die vordere (dicke) Querkommissur eines Bauchganglions (*Cq.v*) auf der Lamelle, die hintere (dünnere) (*Cq.h*) dagegen unter derselben liegt.

2) Histologie. Im Nervensystem unterscheiden wir die gewöhnlichen histologischen Elemente: ein feines, die Ganglien, Kommissuren und Nerven überziehendes äußeres Häutchen, Nervenfasern und Ganglienzellen. Die letztgenannten befinden sich nicht ausschließlich in den Ganglien, sondern begleiten noch eine gewisse Strecke weit die davon entspringenden Nerven.

Bei der Besprechung des feineren Baues des Cerebralganglions

wollen wir die drei früher genannten Teile desselben unterscheiden. Dieser Unterschied wird noch deutlicher, wenn wir die sog. Mark- oder Neuropilballen in Betracht ziehen. Diese, zuerst von LEYDIG als Punktsubstanz bezeichneten Gebilde sollen nach seiner Auffassung Zwischengebiete sein, in welchen die Ausläufer der Ganglienzellen sich auflösen und aus denen die Nerven hervortreten. Aus den neueren Untersuchungen von RETZIUS (90a) und BETHE (95) folgt dagegen, »daß der Nerv ein direkter Fortsatz der Ganglienzelle ist, und daß das Neuropil aus fein verzweigten Seitenästen der Achsenfortsätze besteht« (BETHE, Arch. f. mikr. Anat. Bd. XLIV S. 592). In dem Gehirn von *Limnadia* unterscheiden wir drei paarige und zwei unpaare mediane Neuropile (Fig. 40 und 41 I, 2, 3, 4 und ck). Der zentrale Gehirnteil zeigt im Frontalschnitte (Fig. 41 I) zwei Seitenabschnitte, welche seitlich und ventral mit Ganglienzellen bekleidet und dorsal durch eine von den seitlichen Zellen entspringende Kommissur verbunden sind. Jede Hälfte enthält einen kugeligen Punktsubstanzball (I), der auch auf der Fig. 40^a im Sagittalschnitte zu sehen ist. Zwischen diesen beiden lateralen liegt noch ein medianes Neuropil (4). Die Seitenlappen des Cerebralganglions, von welchen, wie oben geschildert, die Nerven für die ersten Antennen entspringen, besitzen ventral einen Belag von Ganglienzellen, welche Fortsätze zu einer dorsal verlaufenden Querkommissur entsenden (Fig. 41 III und IV). Die Hauptmasse dieser Lappen wird durch die Neuropilballen gebildet (Fig. 41 IV, 2). In der Mitte dieses Gehirnteils befindet sich ebenfalls ein medianes Neuropil, jedoch von etwas anderm Charakter als die oben beschriebenen (Fig. 40, 41 ck). Es hat nämlich ein dichteres und deswegen auf gefärbten Präparaten dunkleres Aussehen und erscheint nur auf Sagittalschnitten (Fig. 40 ck) kreisförmig. Auf Frontalschnitten (Fig. 41 III, IV, ck) dagegen erscheint es stabartig verlängert. Dieses Neuropil, das CLAUS mit »dem fächerförmigen« (pilzhutförmigen) »Gebilde im Insektengehirn« (86b, S. 32) vergleicht, wird gewöhnlich Zentralkörper genannt. Ventral von diesen beiden Gehirnteilen liegt der dritte Gehirnteil (Fig. 40, 41 G.Ag.e), welcher als Ganglion des einfachen Auges aufzufassen ist. In seiner dorsalen Ursprungsregion liegen besonders große Ganglienzellen, deren Fortsätze eine Querkommissur (Fig. 41 IV) bilden; die ventrale Region besteht aus zwei Neuropilen (3), welche äußerlich von einer Schicht Ganglienzellen bekleidet sind.

Die Ganglien der Bauchkette (Fig. 43^a) enthalten keine Neuropile. Ihre Außenschicht besteht aus Nervenzellen und in ihrer Mitte finden

wir die von den Zellen entspringenden Fasern, welche sich miteinander locker verflechten.

IV. Sinnesorgane.

1) Zusammengesetzte Augen. Die nach vorn und ventral gerichtete Ecke des Kopfes ist halbkugelig vorgewölbt und enthält ein paar Komplexaugen (Fig. 2, 40 *Ag.es*). Zwischen ihnen befindet sich nur eine ganz dünne Schicht des Netzgerüstes, das, wie oben geschildert (S. 565), aus den Fortsätzen der Epidermiszellen gebildet wird. Durch eine Einstülpung des vor den Augen liegenden Integuments kommt es zur Bildung einer Augenkammer (Fig. 40 *Ag.k*), welche nach den Untersuchungen von GROBBEN (79, S. 56) eine typische Erscheinung in der Ordnung der Phyllopoden ist. Die Augenkammer von *Limnadia* bewahrt, ebenso wie die von *Estheria* und *Limnetis*, im Gegensatz zu den andern Phyllopoden, im erwachsenen Zustande die Verbindung mit der Außenwelt durch eine kleine Öffnung (*Ag.k.oe*), welche in der Mitte zwischen beiden Augen im ventralen Teile der Vorwölbung sich befindet (Fig. 40).

In der die Augenkammer bildenden Hautfalte lassen sich zwei Hypodermissschichten mit den zwischen ihnen ausgespannten charakteristischen Connectivfasern unterscheiden; zwischen diesen Fasern zirkuliert das Blut. Am ventralen Rande der Öffnung sind zwischen die Epidermiszellen noch drei Sinneszellen eingeschoben, deren Nerven von dem vorderen Teile des einfachen Auges abgehen. Diese drei Zellen, welche ein Sinnesorgan der Augenkammer (*Ag.k.or*) bilden, kann man vielleicht mit dem Frontalorgane von *Branchipus* vergleichen.

Die genauere Besprechung dieser Verhältnisse, sowie die ausführliche histologische Beschreibung der Augen gedenke ich in einer andern Abhandlung mit Berücksichtigung der Verhältnisse bei den übrigen Phyllopoden zu geben. Hier will ich nur folgendes über den Bau des zusammengesetzten Auges bemerken. Unter den Epidermiszellen der hinteren Augenkammerwand liegen die fünfteiligen Kristallkegel (*kkg*), umgeben von fünf Kristallzellen (*kkgz*). Die fünf Teile jedes Kristallkegels stoßen nicht dicht zusammen, sondern sind durch feine Querbrücken verbunden. Die unter jedem Kristallkegel liegenden fünf Retinazellen (*rtz*) bilden eine Retinula und in deren Mitte ein Rhabdom. Zwischen den Retinulagruppen verlaufen langgestreckte Stützzellen, welche sich bis in den Raum zwischen den inneren verschmälerten Enden der Kristallkegel erstrecken. Sowohl

die Retina- als auch die Stützzellen sind reichlich pigmentiert. Außer diesen zwei Arten von Zellen sieht man noch kolbenförmige Gruppen von ganz kleinen Zellen, welche der Basalmembran des Komplex- Auges mit ihren verschmälerten Enden aufsitzen. Die Retinazellen gehen direkt in die Nervenfasern über, die zu dem Augenganglion ziehen. Unter der Basalmembran findet sich in den Nervenfasern mehr oder weniger Pigment.

Die beiden Augenganglien (*G.opt*) haben keine Verbindung miteinander (Fig. 40 und 43). Jedes enthält eine distale und eine proximale Lage von Nervenzellen. In der mittleren Region des Ganglions befinden sich zwei Neuropilgebilde (*Psb*). Beide Neuropile haben verschiedene Gestalt, entsprechend derjenigen der sie begrenzenden Ganglienzellschichten. Das proximale Neuropil ist platt, das distale ist schalenförmig gewölbt. In dem Raume zwischen diesen beiden Neuropilen verlaufen Nervenfasern und liegen Zellen (Fig. 40). Diese Zellen, welche auch bei *Branchipus* vorhanden sind, betrachtet CLAUS (86b, S. 32), ebenso wie die Zellen, die den Zentralkörper des Gehirns umgeben, als bindegewebige.

2) Einfaches Auge. Bei der Beschreibung des einfachen Auges der *Limnadia* wurde gewöhnlich angegeben, daß es ähnlich dem der übrigen Entomotraken aus drei Teilen besteht. Nur G. O. Sars (96, S. 91) spricht von »4 surfaces, bounded by sharp edges, and each bordered by a narrow band of dark-red pigment, being distinguishable, viz, 2 lateral surfaces meeting in front, 1 posterior surface and 1 inferior«. In dieser kurzen Beschreibung finden wir einen Hinweis auf die wirkliche Form des Auges. Es bildet nämlich (Fig. 2, 40, 41 *Ag.e*) eine dreiseitige langgestreckte Pyramide. Als Basis dieser Pyramide können wir die nach hinten gerichtete kleinere Fläche betrachten. Zwei der Seitenflächen der Pyramide schauen ventralwärts und steigen von hinten nach vorn etwas in die Höhe. Die dorsale, etwas schmälere Seitenfläche der Pyramide steht mit dem ventralen Teile des Gehirns in direktem Zusammenhang. Die ganze Augenpyramide ist aus vier auch pyramidenförmigen Pigmentbechern zusammengesetzt, indem von jeder der vier Flächen der Augenpyramide ein solcher Becher in das Innere des Auges entspringt. Diese vier Augenbecher stoßen mit ihren Spitzen im Zentrum des Auges zusammen. Das Pigment, welches Sars als dunkelrot bezeichnet, besitzt auf meinen Präparaten, ebenso wie das der zusammengesetzten Augen, durchaus schwarze Farbe. Die vier Pigmentbecher enthalten zylinderförmige, ungefähr senkrecht zu der Oberfläche des Auges, bzw. zu

der Basis der pyramidenförmigen Becher stehende Retinazellen (*rt.*). Die Retinazellen, welche in der Mitte jedes Bechers sich befinden, sind gewöhnlich viel höher als die randlichen, weshalb die vier Pyramidenflächen des Auges sich etwas nach außen vorwölben. Die Nerven entspringen aus dem Ganglion des einfachen Auges (*G. Ag.e*), das, wie gesagt, mit der hinteren Region des dorsalen Augenbechers sich direkt verbindet. Sie verbreiten sich von da über die ganze Außenfläche des Auges, indem sie zu den nach außen gerichteten Enden der Retinazellen treten.

Außer den geschilderten Hauptteilen gehören dem einfachen Auge noch folgende Fortsätze an: 1) drei faserige nervöse Fortsätze, welche von seiner vorderen Spitze entspringen, in ihrem Verlaufe einige gangliöse Anschwellungen zeigen und in die Sinneszellen des früher erwähnten Augenkammerorgans (Fig. 40 *Ag.k.or*) übergehen, 2) drei kurze Nerven, welche von der unteren medianen Augenecke ihren Ursprung nehmen und in drei kolbenförmige, dicht nebeneinanderliegende Zellgruppen (*Ag.e.f*) übergehen; diese Zellen haben denselben Bau wie die Retinazellen des einfachen Auges, jedoch ohne irgendwelche Pigmentumhüllung. Letzteres Organ läßt sich deswegen wohl als eine abgespaltene Partie des Auges auffassen.

3) Scheitelorgan. Der über den zusammengesetzten Augen an der vorderen Seite des zweiten Segments median entspringende kolbenförmige Anhang (Fig. 2 *So*) wurde schon von BRONGNIART beschrieben, allerdings ohne Erwähnung seiner physiologischen Bedeutung. Er bildet ein Merkmal, das *Limnadia* von den andern beschalteten Branchiopoden unterscheidet. Von den späteren Autoren wird er Haftorgan genannt, was darauf beruht, daß das Tier sich gewöhnlich mit seinem Vorderende an äußere Gegenstände befestigt. SÄRS (96, S. 112) hat jedoch gezeigt, daß das Tier sich hauptsächlich mittels der zweiten Antennen festheftet, wenngleich er das Scheitelorgan ebenfalls noch als Haftorgan betrachtet. Er sagt: »The attachment appears principally to be effected by means of the strong, hook-like spines along the front of the rami of the oars, and partly by the peculiar clavate appendage issuing from the dorsal surface of the head.« Nach den Beobachtungen von SCHUBERG und MERKEL am lebenden Tier (MERKEL 03, S. 13) wird das Scheitelorgan zum Festhalten des Tieres nicht benutzt.

Die histologische Untersuchung dieses Organs (Fig. 45, 46) ergab weder das Vorhandensein von Muskulatur, noch von Drüsenzellen, wodurch seine Funktion als Haftapparat ausgeschlossen ist. Die das

Organ bekleidende Cuticula (*cu*) ist etwas dicker als die des übrigen Körpers. Im Zusammenhang damit steht, daß die Hypodermiszellen (*epd*) höher als gewöhnlich sind. Diese starke Integumentbekleidung gibt dem blasenförmigen Anhang die notwendige Festigkeit. Daß die Hypodermiszellen keinen drüsigen Charakter haben, folgt mit Sicherheit daraus, daß in der starken Cuticula keine Öffnungen vorhanden sind, durch welche das Sekret austreten könnte. Diese Epithelzellen schicken Ausläufer in die innere Höhle des Organs, welche dort ein Netzgerüst bilden. Die Fortsätze, welche von der Seitenwand des Organs entspringen, vereinigen sich an einigen Stellen zu Connectivfasern, welche sich auch mit denen der gegenüberliegenden Seite verbinden. Auf diese Weise entstehen charakteristische Querfasern (*cnf*), welche die Höhle des Organs durchspannen (Fig. 45). Im Hohlraum des Organs findet man viel Blutkörperchen (*bx*) und einige große Zellen (*fx*), welche ich außerdem nur in den Extremitäten nachgewiesen habe. Es sind die Zellen, welche die früheren Autoren in der Regel als Fettzellen bezeichneten. Was aber den Hauptcharakter des Organs bildet, das sind vier in es eintretende Nerven (*N*), welche aus der Spaltung der beiden früher erwähnten Nerven des Unterschlundganglions (Fig. 2 *NSo*) entstehen. Diese feinen Nerven erkennt man sogar auf ungefärbten Totalpräparaten. Längs- oder horizontale Schnitte (Fig. 46) zeigen, daß jeder von diesen Nerven an der distalen Wand des Organs mit einer Sinneszelle (*six*) endet. Die schmale, in die Länge gezogene Sinneszelle enthält einen großen Kern mit großem Nucleolus. Ihr Plasma ist längsgestreift, nur die um den Kern liegende Schicht zeigt eine wabige Struktur. Die Zelle schiebt sich zwischen die Hypodermiszellen ein und reicht bis an die Cuticula. Die Plasmafibrillen haben an der Berührungsstelle mit der Cuticula kleine, knöpfchenförmige Verdickungen, welche sich viel stärker als das übrige Plasma färben.

Der histologische Bau beweist, daß das Scheitelorgan der *Limnadia* ein Sinnes- und zwar, aller Wahrscheinlichkeit nach, ein Tastorgan ist.

GROBBEN (79, S. 57—60) betrachtet es als eine, dem Nackenorgane der übrigen Phyllopoden homologe Bildung. Nach seinen Untersuchungen besitzen die Cladoceren und *Estheria* ein drüsiges Nackenorgan, welches im Larvenzustande gewöhnlich größer ist als bei den erwachsenen Tieren, wo es oft vollständig verschwindet (*Moina*). *Limnadia* soll nach seiner Meinung auch ein solches Nackenorgan schon im Naupliusstadium haben. Dagegen

erfahren wir aus den beiden existierenden Beschreibungen der Entwicklungsgeschichte der *Limnadia*, von LEREBoullet und von Sars, daß das Scheitelorgan erst im erwachsenen Zustande auftritt. LEREBoullet sagt: »L'appendice pyriforme qui surmonte le front chez l'adulte n'existe pas encore dans la Limnadia, dont la carapace n'est pas achevée« (66, S. 308). Sars beschreibt den Kopf des jungen Tieres, welches schon die zweiklappige Schale besitzt, mit folgenden Worten: »Its upper surface is somewhat irregularly arched, and still without a trace of the characteristic stalked organ of attachment« (96, S. 107); erst bei der Beschreibung des Stadiums kurz vor der ersten postlarvalen Häutung sagt er, daß die dorsale Fläche des Kopfes »begins to be raised up in order to form the organ of attachment so characteristic of the adult animal« (96, S. 108). Diese Stellen zeigen wohl sicher, daß man auch in der Entwicklungsgeschichte keinen Anhaltspunkt für den Vergleich des nervösen Scheitelorgans der *Limnadia* mit dem drüsigen Nackenorgane der übrigen Phyllopoden finden kann.

Das Organ der gehäuftten Kolbenzellen von *Branchipus* entwickelt sich, nach CLAUS, »erst in den späteren Stadien, kurz vor der Differenzierung der Genitalsegmente« (86, S. 38), und es wird von CLAUS und SPENCER als Sinnesorgan aufgefaßt. Mit diesem Organ läßt sich das Scheitelorgan der *Limnadia* auch nicht identifizieren, weil das *Branchipus*-Organ aus einer Menge von Zellen mit auffallend kleinen Kernen und mehrzinkig-nadelförmigen Einlagerungen besteht, was dem früher geschilderten Bau des Scheitelorgans gar nicht entspricht. Außerdem bekommt das Kolbenzellenorgan von *Branchipus* seine Nerven von dem Gehirn, während das Scheitelorgan der *Limnadia* von den Unterschlundganglien innerviert wird, was schon SPANGENBERG (78, S. 487) nachgewiesen hat.

Mit dem Frontalorgan des *Branchipus*, welches auch vom Gehirn innerviert wird, läßt sich das Scheitelorgan nicht vergleichen.

4) Sinnesorgane der ersten Antennen. In die erste Antenne tritt von dem Gehirn ein starker Nerv (Fig. 13 *N*). Die durch Verästelung desselben entstandenen Zweige verbreiten sich in den Ausbuchtungen der Antenne. Jeder Zweig geht zu einem Komplex von Sinneszellen (Fig. 47 *six*), deren Zahl schwer feststellbar ist. Nach wiederholten Untersuchungen bin ich zu der Meinung gelangt, daß jeder Komplex aus vier Zellen besteht. Distalwärts wird die Struktur des Plasmas dieser Zellen faserig, die Zellen werden schmaler und in dieser Weise bilden sie einen kurzen Strang, der bis zur

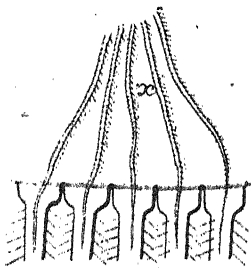
Cuticula (*cu*) läuft und einen Achsenfortsatz in den sogenannten Porenkanal oder Geruchszylinder entsendet. Mehrere Formen dieser Cuticularegebilde sind bei den Arthropoden beschrieben, z. B. in den Arbeiten von LEYDIG (60b) und vom RATH (88), doch weichen die Porenkanäle der *Limnadia* von den dort beschriebenen erheblich ab. Bei unserm Objekt sehen wir einen Porenkanal (Fig. 47 *pok*, Fig. 47^a), dessen Form einer Vase mit längsovaler unterer und zylindrischer oberer Hälfte ähnelt. Mit den Angaben vom RATHS (88, S. 415) übereinstimmend, besteht die Wandung des Porenkanals aus einer anderen Chitinmodifikation als die umgebende Cuticula, so daß man in den Präparaten oft das ganze Gebilde mehr oder weniger aus der Cuticula nach außen oder innen herausgezogen sieht. In Präparaten, welche mit Hämatoxylin und Kaliumchromat in toto und auf dem Schnitt mit wäßrigem Säurefuchsin gefärbt waren, erscheint die Cuticula schwach blau, während die Porenkanäle stark rotgefärbt sind. In der Achse des Porenkanals verläuft der nervöse Achsenstrang (Fig. 47^a, *axs*, Fig. 48). Auf Querschnitten sieht man, daß dieser Strang in dem distalen Teile des Kanals von vier kreuzförmig angeordneten Balken unterstützt wird. Ob der Achsenstrang aus dem Porenkanal hervortritt und in den über diesem gelegenen, sehr zarten Cuticularfortsatz (Fig. 47 *h*) eingeht, konnte ich nicht feststellen, da dieser auf den Präparaten immer sehr geschrumpft war. Die Cuticularfortsätze stellen eine, im Vergleich zu der gewöhnlichen Verschlusssmembran vergrößerte Oberfläche dar, und vielleicht beruht ihre Bedeutung nur darauf, daß eine größere Menge Wasser diffundieren wird, um in den Porenkanal einzutreten und den dort sich befindenden Achsenstrang zu reizen. Dagegen sieht man auf Querschnitten (Fig. 48, I—IV) ganz gut, wie der Achsenstrang in Form einer Fibrille, oder vielleicht auch mehrerer (vier), proximalwärts durch die ganze Länge des dunklen faserigen Fortsatzes der Sinneszellen verläuft und erst an der Stelle, wo die Fortsätze in die Zellen übergehen, verschwindet.

Die Sinneszellengruppen haben spindelförmige Gestalt und enthalten ovale Kerne (Fig. 47, 48 *n*), von denen ich, wie gesagt, nie mehr wie vier nachweisen konnte.

Die umgebenden Epidermiszellen (Fig. 47 *epd*) sind auch in die Länge ausgezogen, so daß sie die ganze Gruppe der Sinneszellen bis an die Übergangsstelle in den zutretenden Nerv umhüllen. Ins Innere der Antenne schicken sie Ausläufer, welche zusammen ein Netzgerüst bilden. In dem Leibeshöhlenraume der Antennen zirkuliert

das Blut. Zwischen den verästelten Nervensträngen liegen noch die großen »Begleitzellen« vom RATHS (Fig. 47 f*), die denselben Bau wie die sog. Fettzellen in den Beinen und dem Scheitelorgan besitzen.

5) Sinnesborsten der zweiten Antennen, der Beine u. s. f. Vor der Beschreibung des nervösen Apparates der Sinnesborsten will ich die Bildung der Cuticula der Borsten besprechen. Daß die Borsten bei der Häutung in Epidermiseinsenkungen (Borstentaschen) gebildet werden, haben schon LEYDIG (60a) für die Daphniden und SPANGENBERG (75) für *Branchipus* gezeigt. Eine genauere Beschreibung dieses Prozesses finden wir bei BRAUN (75) in seiner Arbeit über die histologischen Vorgänge bei der Häutung von *Astacus fluviatilis*. Ähnlich geht die Borstenbildung auch bei *Limnadia* vor sich. Fig. 18 stellt verschiedene Stadien dieser Bildung dar. Fig. 18a zeigt die sog. zweigliedrige und gefiederte Borste im ausgebildeten Zustande mit dem in ihr verlaufenden Fortsatz der Epidermis- und Sinneszellen (*epd* und *siz*). Auf Fig. 18b sehen wir, daß die Epidermiszellen an der Basis der Borste sich schlauchartig einsenken. Diese Einsenkung wird allmählich länger, so daß der Innenstrang mehr und mehr aus der Borste herausgezogen wird. Zu der Zeit, wo die so entstandenen Borstentaschen eine gewisse, für sämtliche



Textfig. 1.

Durch Verdauung isolierte Cuticula eines Beins. Kleine Partie eines Endopoditlappens. Methylviolett, Tannin, Brechweinstein. Vergrößerung 100. α, Cuticula neugebildeter Borsten.

Borsten gleiche Länge erreicht haben, beginnt die Ausscheidung der neuen Cuticula (*cu*) durch die Epidermiszellen. In den Borstentaschen wird sowohl die innere Wand der Tasche, als auch der Strang, der aus der Borste herausgezogen ist, mit neuer Cuticula bekleidet, so daß wir jetzt (Fig. 18c) eine neue, noch eingestülpte Borste finden, welche mit ihrer Spitze in die alte hineinragt. Dasselbe Bild zeigen auch Verdauungspräparate der Extremitäten (Textfig. 1). Während dieser Periode der Borstenbildung erfolgt die Häutung, wobei die alten Borsten, die keinen Zusammenhang mehr mit den Epidermiszellen haben, ganz leicht abgeworfen werden können. Hierauf stülpt sich der schlauchartig eingesenkte Basalteil der neuen Borste allmählich aus, wobei natürlich auch der nicht eingestülpte Teil hervorgehoben wird. Dabei wird die die Basis der Borste umgebende Cuticula etwas vorgewölbt und bildet eine Papille. Diejenige Stelle der Borste, welche

zur Zeit der Ausscheidung des Chitins den Grund des eingestülpten Teils bildete, bleibt auch an der fertigen Borste verdickt, und bildet eine Grenzzone zwischen dem distalen dünneren und dem basalen dickeren Borstengliede. Während meiner Untersuchungen habe ich nur wenige Tiere gefunden, deren Borsten sich in dem Ausstülpungsstadium (Fig. 18 *d, e, f*) befanden, dagegen hatten fast alle mehr oder weniger eingestülpte Borstentaschen (Fig. 18 *b, c*). Daraus kann man den Schluß ziehen, daß der Ausstülpungsprozeß nur sehr kurze Zeit beansprucht.

Auch die kurzen hakenförmigen Dornen der zweiten Antenne werden in derselben Weise im Innern der Antenne gebildet und nachher ausgestülpt, wie Fig. 10^a zeigt, wo wir neben dem fertigen Dorn einen andern sehen, der sich in Ausstülpung befindet.

Die drei oben genannten Autoren (LEYDIG, SPANGENBERG und BRAUN) reden gar nicht von der Nervenversorgung der Borsten. CLAUS (91b) unterscheidet einfache Ruderborsten, zu welchen er die, auf den Extremitäten sitzenden großen, zweigliedrigen Fiederborsten rechnet, und Tastborsten, zu welchen die zwei großen Schwanzborsten der Daphniden gehören. Daß die Phyllopodenbeine nur einfache Schwimmborsten tragen, behauptet auch SVEN EKMAN (02) auf Grund seiner Untersuchungen an *Polyartemia forcipata*.

Andre Autoren, wie z. B. PACKARD (83), VOM RATH (91), RETZIUS (95), KORTE (03) betrachten auch die Extremitätenborsten als Tastorgane. Der Achsenstrang dieser Borsten besteht nach ihnen aus zwei Arten von Fasern. In der Mitte befindet sich ein Fortsatz der Sinneszellen, welche mehr oder weniger tief unter der Borstenbasis liegen. Dieser Fortsatz ist von den oben erwähnten Ausläufern der Epidermiszellen umgeben.

Bei *Limnadia* fand ich, daß sowohl die zwei Abdominalborsten (Fig. 52 *Si.B*), als auch die Bein- (Fig. 18, 49, 50) und Ruderantennenborsten (Fig. 51) mit Sinneszellen versehen sind; die Dornen des Abdomens dagegen (Fig. 52 *d*) stellen einen Schutzapparat dar, da ihre Cuticula sehr stark ist und sie nur Epidermiszellen (*epd*) enthalten. Die Fig. 49 und 50 zeigen den Basalteil von Tastborsten des Beines in aus- und eingestülptem Zustande. In beiden Fällen sieht man, daß in der Achse des epidermoidalen Stranges (*epd*) ein dunkler färbbarer Fortsatz der Sinneszellen (*N*) verläuft, welcher von dem an der Borstenbasis liegenden Sinneszellenkomplex (*siz*) entspringt. Der Unterschied dieser beiden Arten von Fasern tritt besonders klar an mit Boraxkarmin, Osmiumsäure, Holzessig behandelten Präparaten hervor. Der Sinneszellenkomplex erscheint, wie derjenige der Organe

der ersten Antennen, spindelförmig. Er enthält vier ovale Kerne, von denen ich aber nicht behaupten kann, daß sie sämtlich zu Sinneszellen gehören. Es schien nämlich oft, daß zwei von ihnen epidermoidaler Natur sind. Nur in dem Zellkomplexe der Abdominalborsten (Fig. 52 *St.B*) sind äußere Hüllzellen um das eigentliche Endorgan scharf abgegrenzt, und dort kann man mit Sicherheit das Vorhandensein von vier Sinneszellen in dem Endorgan nachweisen. Die Sinneszellen gehen proximalwärts in den Nerv über, den man oft ganz gut auf eine längere Strecke verfolgen kann. Fig. 51 zeigt z. B. den Verlauf dieser Nerven und ihre Vereinigung zu einem Hauptstamm in der zweiten Antenne (*N*).

Irgend welche andre Zellen oder Zellgruppen als die soeben beschriebenen habe ich im Verlaufe der Nerven, welche sich zu den Tastborsten begeben, nicht gefunden. In den Nervenendorganen der ersten Antenne habe ich, wie gesagt, auch nur eine Sinneszellengruppe nachgewiesen. In dieser Hinsicht stimmen meine Untersuchungen mit den Angaben CLAUS' und VOM RATHS überein und widersprechen denjenigen von PACKARD und KOTTE, welche zwei Gruppen von Nervenzellen (distale und proximale) unter den Sinneshaaren der Crustaceen finden.

V. Ernährungsorgane.

Längs der Bauchrinne des Tieres wird durch die Bewegung der Maxillarfortsätze der Beine ein Wasserstrom in der Richtung von hinten nach vorn erzeugt, der die Nahrungspartikelchen dem Munde zuführt. Die beiden Maxillenpaare (Fig. 14 *Mx*¹, *Mx*²), welche dieselbe Lage haben, wie die Maxillarfortsätze (was bei der Betrachtung des Tieres von der ventralen Seite gut zu sehen ist), haben auch die gleiche Funktion wie sie, indem sie die Nahrungsteile in den Raum hereinschieben, welcher seitlich von den Mandibeln und hinten von der Oberlippe begrenzt ist (Fig. 2 *Or*). Hier wird die Nahrung gekaut, mit Speichelsekret versehen und infolge der Muskelwirkung weiter durch den Oesophagus in den Mitteldarm eingeführt. Der Bau der Maxillen und Mandibeln wurde schon früher geschildert, so daß ich gleich zur Beschreibung der Oberlippe (Fig. 12 von der Mundhöhlenfläche, 32. Sagittalschnitt) übergehe. Sie stellt eine längliche, ovale, dicke Platte dar, die mit zwei Vorsprüngen endet. Der eine, nach außen (*a*) gerichtete (bzw. nach hinten), trägt einen kleinen, fein behaarten Zipfel; durch den andern inneren Vorsprung (*i*) zieht der Ausführungskanal der Speicheldrüse (*Spd.a*). An der inneren

Fläche der Oberlippe erhebt sich ein länglicher, mit Härchen besetzter Wulst (Fig. 12 *ep*). Dem Härchenbesatze dieses Wulstes entspricht auch ein solcher an dem Gaumen, d. h. der gegenüberstehenden Mundhöhlenwand. CLAUS bezeichnet den ersten Besatz als Epipharynx, den zweiten als Hypopharynx.

Bei Beschreibung der Oberlippe der *Limnadia* wird gewöhnlich angegeben, daß in ihr eine unpaare Drüse liegt, deren Ausführungskanal vorn in dem früher erwähnten inneren Vorsprunge mündet. In Wirklichkeit kann man außer dieser noch zwei weitere Paare von Speicheldrüsen nachweisen. Fig. 12 zeigt die Verteilung der sämtlichen Speicheldrüsen in der Oberlippe. Das vordere Paar besteht (ebenso wie die dazwischen liegende unpaare) aus je zwei großen, verwachsenen Zellen, welche eine gemeinsame Höhle umschließen (Fig. 32). Ihre Ausführungsgänge (*Spd.a*) münden an der Basis des inneren Vorsprungs. Jede Drüse des hinteren Paares stellt eine Gruppe mehrerer Zellen dar, deren Lumina miteinander in Verbindung stehen. Die Öffnungen dieser Drüsen befinden sich hinter dem sog. Epipharynx, an der Stelle, wo die Schlundmuskulatur beginnt.

Die Kerne der Speicheldrüsenzellen sind verästelt und ihre Ausläufer sind überall in der protoplasmatischen Wand der Drüsen und der Ausführungskanäle verbreitet. Das Plasma erscheint auf Schnitten, welche nicht tangential, sondern richtig durch die Mitte der Zellen geführt sind, feinfaserig, wobei die Faserung senkrecht zu der Drüsenhöhle gerichtet ist.

Bei Beschreibung der Oberlippe sei noch erwähnt, daß ich in ihrem Zipfel, der oft Tastorgan genannt wird, keinen Nerv gefunden habe. Ich halte ihn deswegen für einen einfachen Anhang ohne irgend welche Bedeutung für Sinneswahrnehmungen. Er stellt einen Zylinder dar, der von Epidermiszellen gebildet und im Inneren hohl ist. Diese Höhle hat aber einen so winzigen Durchmesser, daß die Blutkörperchen, welche in der Spitze der Oberlippe gewöhnlich in großer Menge vorhanden sind, nicht hineindringen können.

Der Oesophagus (Fig. 16, 32 *Vd*) ist ein enger Kanal, der dorsoventral spaltförmig zusammengedrückt ist. Die Spalte ist beiderseits nach unten gekrümmt, so daß sie auf Querschnitten etwa halbmondförmig aussieht (Fig. 16). An der Mündungsstelle in den Mitteldarm ragt der Schlund wulstartig in das Lumen des letzteren hinein. Die Wände des Schlundes bestehen aus Epidermiszellen, die mit einer Cuticula bedeckt sind, und aus einer Ringmuskelschicht. Außerdem verlaufen in der unteren dorsalen Schlundwand, zwischen der Ring-

muskulatur, Längsmuskelstränge, die in der Oberlippe an Epidermiszellfortsätzen befestigt sind, und am Hinterende des Oesophagus eine mit dessen Epidermis in Verbindung stehende Sehne bilden (Fig. 32 *M*). Die Dilatoren des Schlundes, die ich schon früher bei der Beschreibung der Muskulatur erwähnt habe, sind an seiner oberen und unteren Wand befestigt, bewirken also die Erweiterung der Schlundspalte in vertikaler Richtung.

Die Einmündung des Oesophagus in den Mitteldarm findet im zweiten Segmente statt (Fig. 2). In demselben Segmente bildet der Darm zwei seitliche Ausstülpungen, die sog. Leberschläuche (Fig. 2 *L*), deren Verästelungen nach oben bis an den großen Mandibelmuskel und nach unten bis an die Augen verbreitet sind. Jederseits von dem Darne kann man drei Hauptstämme dieser Verästelungen unterscheiden: der eine läuft nach vorn zu dem Scheitelorgan, der zweite nach unten zu den zusammengesetzten Augen und der dritte nach hinten bis an die Basis der Oberlippe. Die sog. Leberschläuche funktionieren nur exkretorisch. In ihrem Innern sieht man nie Nahrungspartikelchen, mit denen gewöhnlich der ganze Mitteldarm angefüllt ist. Irgend welche Verschlusseinrichtung zwischen dem Darne und den Leberschläuchen konnte ich nicht nachweisen.

Bei Betrachtung der vorderen Partie des Mitteldarmes kann man sich überzeugen, daß *Limnadia* ausschließlich vegetabilische Nahrung aufnimmt. In der zerkleinerten Nahrungsmasse findet man viele Diatomeenschalen und andre pflanzliche Reste. Manchmal begegnet man im Darne auch *Limnadia*-Eiern, welche wahrscheinlich bei der Entleerung aus dem Oviducte anstatt nach oben in den Brutraum befördert zu werden, zufällig in die Bauchrinne und von da in den Darm geraten sind.

Von den Lebereinmündungen verläuft der Mitteldarm (Fig. 2, 16, 17 *Md*) als gleichmäßig breites Rohr ohne Anhänge, bis an das Endsegment, wo er in den Enddarm (*Ed*) übergeht. Die zylindrischen Epithelzellen des Mitteldarmes (Fig. 34, 35) sind stark in die Länge ausgezogen. Der runde Zellkern enthält einen großen Nucleolus, dessen Durchmesser ungefähr $\frac{1}{3}$ von dem des Kernes einnimmt. Ferner erkennt man ein sehr deutliches maschiges Kerngerüst, das um den Nucleolus strahlig angeordnet ist. Die Struktur des Plasmas ist längsstreifig, wobei auf stark gefärbten (z. B. Hämatoxylin, Kaliumchromat) dünnen Schnitten manchmal die Querverbindungen zwischen einzelnen Fasern zu erkennen sind, was den wabigen Charakter dieser Struktur beweisen dürfte. Die Bedeutung der Fibrillen bespricht

M. HEIDENHAIN (89, S. 211) in seiner Untersuchung über die Struktur der Darmepithelzellen. Er meint, daß die Fibrillen Widerstandselemente der Zelle sind. »Beim Darmepithel,« schreibt er, »ist ein wechselnder Seitendruck innerhalb des Epithels erwiesen. Geht derselbe in die Höhe, so muß die Zellsubstanz nach beiden Enden des Zylinders ausweichen; wir haben also als Correlat der seitlichen Pressung eine Zerrung im Sinne der Längsachse der Zelle. Eben dieser Zerrung wirken die Fäden des Cytomitoms entgegen, da sie im allgemeinen längelang durch die Zelle hindurchziehen und bei Verlängerung der Zellgestalt in höhere Spannung geraten müssen.«

Dieser Erklärung möchte ich entgegenhalten, daß auch in andern Epithelzellen, wo keine durch die Nahrungsresorption hervorgerufene seitliche Pressung und keine Zugwirkung existiert, wie z. B. in den langen Hypodermiszellen der Mandibelkaufläche (Fig. 22 *epd*), eine ganz ähnliche fibrilläre Struktur vorhanden ist. BÜTSCHLI'S Theorie macht dagegen die fibrilläre Struktur in beiden betreffenden Fällen verständlich. Er unterscheidet (92, S. 163/4) nämlich die durch Zugwirkung oder Streckung hervorgegangenen von den auf Diffusionsströmen beruhenden längsgestreiften Strukturen, und rechnet die Epithel- und Drüsenzellen zu der letzteren Kategorie. Der Diffusionsprozeß vollzieht sich sowohl in den Darmepithelzellen bei der Aufsaugung der Nahrung, in den Speicheldrüsenzellen bei der Sekretion, als auch in den Hypodermiszellen der Mandibelkaufläche bei der Ausscheidung des Chitins. Außerdem erklärt diese Ansicht auch die Entstehung der später zu besprechenden Struktur des Nephridialkanals, wo die Plasmastreifung nur in der peripheren Hälfte der Kanalwand ausgesprochen ist, wo also die Fibrillen keine Widerstandswirkung erzeugen können.

Die innere, der Darmhöhle zugewendete Fläche der Epithelzellen trägt einen gestreiften Saum (Fig. 33—35 *bs*), den CLAUS (86 b, S. 63) Intima nannte und auch bei den übrigen Phyllopoden beobachtete. Dieser Saum ist jedoch keine zusammenhängende Membran, vielmehr sind die Säume der einzelnen Zellen gegeneinander abgegrenzt, was man sowohl auf Längs- als auf Querschnitten sehen kann. Der von M. HEIDENHAIN abgebildete sog. Basalsaum der Epithelzellen des Amphibiendarmes, den er (99, S. 219—221) auch mit dem Wimperapparate der Flimmerzellen vergleicht, hat einen vollkommen übereinstimmenden Bau mit dem eben beschriebenen Cuticularsaum der *Limnadia*. Letzterer besteht aus feinen Stäbchen (Fig. 35 *a*), welche sich aus je einem kurzen und stark färbbaren Basalstücke und einem

feinen langen Distalstück (Protoplasmafilament HEIDENHAINs) zusammensetzen, welche beiden als Innenglieder und Außenglieder zueinander gehören« (HEIDENHAIN).

Die basalen Enden der Darmepithelzellen sind von einer homogenen Stützmembran (Fig. 34, 35 *sm*) und von Ringmuskeln umgeben. Der Mitteldarm der *Limnadia* entbehrt der Längsmuskulatur, ebenso auch nach CLAUS (86b, S. 63) der von *Branchipus*.

Die histologische Untersuchung gibt nur wenige Anhaltspunkte zur Entscheidung der Frage über die Funktionen des Darmepithels. Auf allen meinen Präparaten sehe ich in der Darmwand zwischen den gewöhnlichen Epithelzellen noch schmalere, dunkler gefärbte Zellen (Fig. 33--35). An den inneren Enden dieser Zellen, die dem Darmlumen zugewendet sind, hängen oft durchsichtige, aus den Zellen ausgepreßte Bläschen, ursprünglich wohl Tropfen. Ob diese Zellen, im Gegensatz zu den gewöhnlichen Resorptionszellen, eine exkretorische Funktion erfüllen, oder ob ihr dunkleres Aussehen und die Bläschen eine durch die Konservierung hervorgerufene abnorme Erscheinung ist, wie es VAN BÖMMEL (94, S. 209) für einige Nematoden annimmt, ist schwer zu entscheiden. Für letztere Annahme spricht vielleicht der Umstand, daß in den Leberschläuchen, wo jedenfalls keine Resorption stattfindet, auch die beiden Zellarten vorhanden sind.

Auch im übrigen hat das Epithel der Leberschläuche vollkommen denselben histologischen Bau, wie das des Mitteldarmes, nur sind die Epithelzellen etwas niedriger. Ferner ist die Ringmuskulatur schwächer ausgebildet als die des Darmes.

Zwischen den Epithelzellen des Mitteldarmes findet man nicht selten Körperchen (Fig. 33, 34 *x*), welche aus einer eiförmigen, sehr stark färbbaren Masse bestehen und von einer durchsichtigen Hülle umgeben sind. In der dunklen Masse kann man ein schwach angedeutetes Netzgerüst unterscheiden. Die Länge dieser Gebilde beträgt etwa 9—13 μ , die Breite etwa 5—8 μ .

Der Übergang des Mitteldarmes in den Enddarm liegt im Vorderteile des Abdomens (Fig. 2), wo die hohen Epithelzellen des Mitteldarmes durch die niedrigen, innerlich mit dünner Cuticula (*cu*) bekleideten Zellen ersetzt werden. Die Ausmündung des Enddarmes scheint, bei der Betrachtung des ganzen Tieres, zwischen den beiden Furcalstacheln zu liegen, wie es auch von Sars (96) abgebildet wird. Auf Schnitten kann man jedoch nachweisen, daß die Öffnung etwas ventral von diesen Stacheln liegt. Während der Mitteldarm sämtlicher untersuchter Tiere mit Nahrungsmasse gefüllt war, waren der

Oesophagus und Enddarm gewöhnlich leer. Der letztere (Fig. 36) ist von einer starken Ringmuskulatur (*Mr*) umgeben. Außer diesen Muskeln, welche als Konstriktoren dienen, verlaufen zu dem Enddarm strahlenartig zahlreiche Dilatatoren (*Dil* Fig. 36). Letztere sind an beiden Enden zerfasert, wobei die Fibrillen sich außen zwischen die Epidermiszellen bis an die Cuticula einschieben, während sie an dem Enddarmepithel stellenweise sehnige Lamellen bilden, wie wir es in gleicher Weise bei den früher beschriebenen Mandibelmuskeln (Fig. 30) fanden.

VI. Blutgefäßsystem.

Das Herz der *Limnadia* ist sehr kurz. Es erstreckt sich durch vier vordere Segmente (das Herz der Branchiopodiden geht durch alle Thorakalsegmente, das der Apusiden durch elf Segmente). In der Familie der Estheriden hat *Limnetis* ein dreikammeriges und *Estheria* ähnlich *Limnadia* ein vierkammeriges Herz.

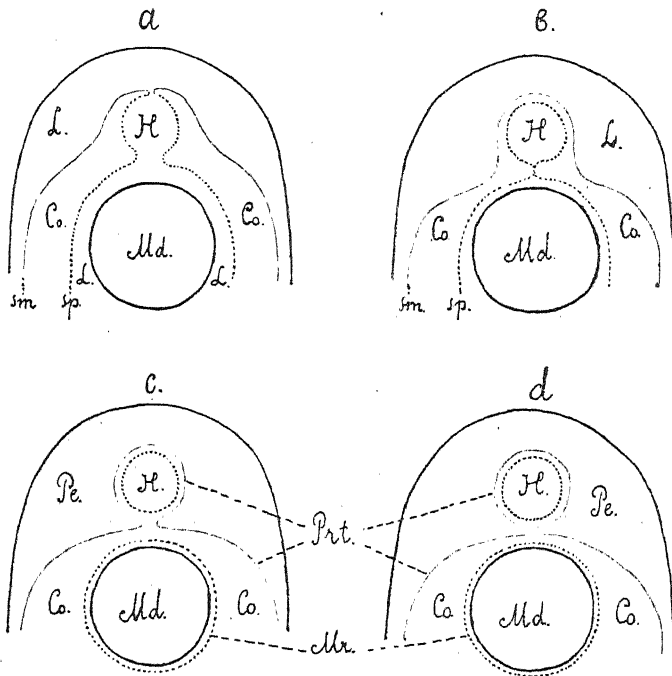
Das Herz (Fig. 2 *H*) beginnt in dem ersten Maxillarsegmente und verläuft über dem Darne bis zur Mitte des dritten Beinsegments, wobei seine Dorsalwand in der Mitte der Segmente kammerartige Erhebungen und an den Segmentgrenzen Einsenkungen bildet. An seinen beiden Enden ist es geöffnet, und außerdem besitzt es in jedem der vier Segmente ein paar von seitlichen, vertikalen Venenspalten.

Die Herzwand (Fig. 8 Querschnitt) besteht aus Ringmuskulatur. Diese Muskulatur läßt keine einzelnen Muskelfasern oder Zellen unterscheiden, vielmehr wird die Herzwand von einer zusammenhängenden (ziemlich dicken) Lage von Sarkoplasma mit Kernen (*srp*) gebildet. In der Mittelregion dieser Sarkoplasmalage findet sich die kontraktile Substanz (*k*), welche deutliche Querstreifung zeigt. Die Oberfläche des Sarkoplasmas zeigt immer Furchen und Erhebungen, was auf den Querschnitten den Anschein von Zellen hervorruft, die der kontraktilen Substanz aufsitzen.

Das Herz ist äußerlich von einer zelligen Peritonealmembran (*Prt*) umhüllt. Unter dem vorderen Teile des Herzens sieht man an einer Stelle (Textfig. 2 *c*), daß diese Membran ventral nicht völlig geschlossen ist, sich vielmehr beiderseits gegen die seitlichen Körperwände herabsteigend fortsetzt, indem sie sich an die Außenwand des Ovariums anlegt (Fig. 17 *Prt*) und an dem Oviduct bis an seinen distalen Teil herabsteigt (Fig. 3 *Prt*). Auf diese Weise trennt diese Peritonealmembran den dorsalen Körperraum, in welchem das Herz liegt, von

der ventralen Leibeshöhle ab, in welcher Darm und Ovarien liegen. Demnach dürfte es nicht fraglich erscheinen, daß dieser dorsale Raum dem bei den Arthropoden verbreiteten Pericardialsinus entspricht. An der hinteren Herzregion ist jedoch eine vollkommene Trennung zwischen der Peritonealhülle des Herzens und ihren Fortsätzen, welche den Pericardialsinus abgrenzen, eingetreten (Fig. 16, Textfig. 2 *d*). Die Peritonealhülle des Herzens ist hier ringförmig geschlossen; die Wand des Pericardialsinus bildet eine nach der Dorsalseite gewölbte Querlamelle, welche sich nach hinten bis an das Abdomen erstreckt und die Leibeshöhle in der erwähnten Weise in zwei Regionen zerlegt. Es scheint mir nicht fraglich zu sein, daß die ventral von der Peritonealmembran gelegene Leibeshöhle in der Hauptsache Cölom ist, das Herz und der Pericardialsinus dagegen Reste der primären Leibeshöhle darstellen. Die Entwicklung von Herz und Pericardialsinus hat A. BRAUER (95, S. 396—402) bei den Skorpionen (jedenfalls sehr primitive Form der Arthropoden) untersucht. Im Anschluß an seine Beobachtungen können wir uns die Entstehung des Herzens und der Peritonealmembran von *Linnadia* in folgender Weise vorstellen (Textfig. 2). Die beiden Cölomsäcke (2*a*, *Co*) des Embryos, welche in der primären Leibeshöhle (*L*) liegen, unwachsen allmählich den Darm (*Md*), wobei ihre dorsalen Kanten rinnenförmige Einsenkungen bilden, welche die Anlage des Herzens darstellen (*H*). Die Ränder dieser beiden rinnenförmigen Einsenkungen wachsen allmählich in der Medianebene zusammen, und zwar geschieht diese Vereinigung zuerst an dem dorsalen Rand. Hier verwachsen die äußeren oder somatischen Wände der beiden Cölomtaschen miteinander, ebenso die dorsalen Ränder der Wand der Einsenkungen zur Bildung des Herzschlauches. Der Herzschlauch wird aber anfänglich an der Ventralseite noch geöffnet sein, indem er hier mit der um den Darm befindlichen primären Leibeshöhle in Verbindung steht. Die somatische Wand der Cölomtaschen legt sich in der Umgebung des Herzschlauches demselben dicht äußerlich an und erzeugt auf diese Weise die Peritonealhülle des Herzens, indem gleichzeitig die primäre Leibeshöhle in der Umgebung des Herzens sich zu dem Pericardialsinus erweitert. Durch Verwachsung des splanchnischen Blattes der Cölomtaschen dorsal von dem Darm wird der Herzschlauch völlig geschlossen, worauf das Mesenterium, welches sich ursprünglich zwischen Herz und splanchnischem Blatt des Darmes ausspannt, rückgebildet wird. Hierauf tritt ventral von dem Herzschlauch eine mediane Verwachsung der aus dem somatischen Blatt hervorgegangenen

Peritonealhülle des Herzens ein; nur vorn unterbleibt dieselbe. Auf diese Weise bildet sich aus dem somatischen Blatt die genannte Peritonealmembran, welche den Pericardialsinus von dem ventralen Teile der Leibeshöhle (Cölom) abtrennt, wobei die anfängliche Verbindung zwischen der Peritonealhülle des Herzens und dieser Pericardialmembran durch Rückbildung eingeht. Die splanchnische Wand



Textfig. 2.

Schema der wahrscheinlichen Herzbildung. *a* und *b* zwei aufeinanderfolgende Entwicklungsstadien; *c* vordere, *d* hintere Herzregion des erwachsenen Tieres. *H*, Herz; *Md*, Mitteldarm; *Prt*, Peritonealmembran; *Pe*, Pericardialsinus; *L*, primäre Leibeshöhle; *Co*, Cölom; *sm*, somatische Cölomwand; *sp*, splanchnische Cölomwand; *Mr*, Ringmuskulatur des Mitteldarms.

der Cölomsäcke wird, aller Wahrscheinlichkeit nach, in die Ringmuskulatur des Mitteldarms (*Mr*) verwandelt. Wenn, wie aus dieser Darstellung hervorgeht, die ventral von der Pericardialmembran gelegene Leibeshöhle in der Hauptsache aus den beiden Cölomhöhlen hervorgeht, also ein Cölom repräsentiert, so soll damit doch nicht ausgeschlossen sein, daß nicht gewisse Anteile der primären Leibeshöhle mit diesem Cölom in Vereinigung getreten sind.

Die Blutzirkulation habe ich leider nicht beobachtet, da mir kein lebendes Material zur Verfügung stand. Nach der Beschreibung

von G. O. Sars (96, S. 96) verläuft sie in folgender Weise. Ein starker, dorsaler Blutstrom kommt von dem hinteren Teile des Körpers und tritt in das Herz durch seine hintere Öffnung ein. Diese Öffnung, sowie die seitlichen Venenspalten bleiben bei der Herzkontraktion geschlossen, so daß das Blut mit großer Kraft aus der vorderen Öffnung herausströmt. Dieses Blut teilt sich in drei Ströme, welche verschiedene Richtungen einschlagen. Der erste Strom geht in den Kopf, um diesen und alle seine Anhänge zu versorgen. Der zweite biegt plötzlich nach hinten um und verläuft ventral vom Herzen und dem vorher erwähnten dorsalen Ströme zum caudalen Teil des Tieres, wo er sich wieder nach vorn wendet, um die Bauchregion und die Beine des Tieres mit Blut zu füllen. Der dritte Strom umspült von beiden Seiten den Adductor der Schale und tritt nachher in die Schale selbst ein, wo er sich in kleinere Ströme spaltet, die in verschiedenen Richtungen zwischen den beiden Schalenwänden verlaufen. Diese sämtlichen kleinen Ströme der Schale vereinigen sich später in zwei größere dorsale, von welchen der vordere kurz und der hintere ziemlich lang ist. Diese beiden begegnen sich an der dorsalen Ursprungsstelle der Schale vom Körper und treten hier wieder in den letzteren ein, wo sie zusammen mit dem Kopfstrom in das Herz durch das erste Paar der Venenspalten eintreten. Die drei übrigen Paare von Venenspalten scheinen dasjenige Blut aufzunehmen, welches in den Beinen zirkuliert hat. LEREBoullets (50) Beobachtungen über die Blutzirkulation stimmen im allgemeinen mit denen von Sars überein. Nach den Angaben LEREBoullets soll die Zahl der Herzkontraktionen 130—150 (ja 170) in einer Minute betragen.

Die Blutzellen sind, wie aus dem eben Gesagten folgt, überall in den Leibeshöhlenräumen des Tieres verbreitet. Im Leben sollen sie amöboide Bewegungen ausführen. Auf den Präparaten erscheinen sie als kugelige oder ovale Zellen, von 7—11 μ Durchmesser. Ihr Protoplasma zeigt eine deutlich wabige Struktur, wobei die um den Kern liegenden Alveolen einen Alveolarsaum bilden (Fig. 27 *bx*). In dem Kerne sieht man einen Nucleolus und ein maschiges Kerngerüst, in dessen Knotenpunkten große Chromatinkörner sitzen.

VII. Exkretionsorgane.

Die beiden Schalendrüsen liegen jederseits in der vorderen Region der Schale, zwischen den Wänden derselben (Fig. 16 *Nph* und *Cs*). Jede Schalendrüse (Fig. 2) besteht aus zwei Teilen: einem

0,75 mm breiten und ebenso hohen Endsäckchen (*Cs*), welches den Adductor der Schale von vorn und oben umgibt, und einem etwa 15 mm langen Nephridialkanale (*Nph*), dessen Windungen in schräger Richtung von vorn-dorsal nach hinten-ventral und umgekehrt verlaufen. Der Kanal verläuft nach seinem Austritt aus dem Endsäckchen erst nach hinten, biegt dann nach vorn um (1—1) und kehrt so wieder zu dem Endsäckchen zurück. Dorsal von demselben biegt er wieder nach hinten um (2—2) und bildet auf diese Weise den Beginn einer zweiten Windung. Diese liegt außerhalb von der ersten, biegt nach vorn um, bis sie den Schalenmuskel erreicht. Am Schalenmuskel kreuzt sie nach oben zu die erste Windung und biegt dann nach hinten wieder um zur Bildung der dritten Windung (3—3), welche an der Innenseite der ersten hinläuft. Diese dritte Windung des Nephridialkanals, deren beide Schenkel eng aneinanderliegen, ist die kleinste. Auf der Höhe des Endsäckchens biegt ihr äußerer Schenkel nach hinten um, wird allmählich viel dünner und läuft bis zum fünften Segment (dem der zweiten Maxille) zurück. Hier tritt der Kanal, seitlich von der zweiten Maxille, in einen von der Körperoberfläche sich erhebenden Schlauch ein, an dessen Ende er nach außen mündet (Fig. 16 *Nph.f*). Dieser dünnere Endabschnitt des Nephridialkanals läßt sich wohl in seiner Gesamtheit als Ausführgang bezeichnen.

Sowohl das Endsäckchen als auch der Kanal sind an den Ausläufern der Epidermiszellen (Connectivfasern) aufgehängt (Fig. 37 und 38). Jeder Connectivstrang entspringt von einer größeren Zahl Epithelzellen, als es in der Schale gewöhnlich der Fall ist. Deswegen findet man bei der Betrachtung der Schale von der Seite in der Region der Schalendrüse besonders große Sternfiguren der auf S. 565 geschilderten Art.

Auf die Verschiedenheit des histologischen Baues der beiden Hauptteile der Schalendrüse wurde in der Literatur mehrfach hingewiesen. Die Wand des Endsäckchens (Fig. 37 *Cs*) besteht aus einer feinen äußeren Stützmembran, auf welcher die der Säckchenhöhle zugewendeten Zellen sitzen. Letztere sind epithelartig dicht nebeneinander angeordnet, was mit der von GROBBEN (80, Fig. 1) gegebenen Abbildung der Antennendrüse der *Estheria*-Larve übereinstimmt; VEJDOVSKÝ (01, Fig. 18) dagegen beobachtete in den Antennendrüsen der Gammariden, daß die Zellen des Säckchens in einem ansehnlichen Abstände voneinander auf der Stützmembran verteilt sind. Bei *Limnadia* sind die Zellen, ähnlich wie bei den

Gammariden, in das Lumen vorgewölbt. Dies gibt den Zellen eine gewisse Ähnlichkeit mit dem Peritonealepithel im allgemeinen und bestärkt daher die Auffassung des Endsäckchens als reduziertes Cölom. VEJDOVSKÝ (01, S. 382) findet bei Gammariden und Isopoden sogar eine Trichterbildung zwischen dem Cölomsäckchen und dem Nephridialkanal, welche aus drei großen, von glatten Ringmuskelfibrillen umgebenen Zellen besteht. Bei *Limnadia* konnte ich keinen derartigen Nephridialtrichter nachweisen. Das Säckchen geht einfach in den Kanal über, wobei keine ampullenartige Erweiterung des Kanals (wie bei den Gammariden) gebildet wird. Der Kanal (Fig. 2) ist im Gegenteil anfangs etwas enger (0,12 mm) als in seinem späteren Verlaufe (0,2 mm) und erinnert somit an die Verhältnisse in der Antennendrüse der *Branchipus*-Larve, wo er nach CLAUS »aus dem verengerten Halse des Säckchens« (86b, S. 66) hervorgeht.

Die Wand des Nephridialkanals besteht aus einer gemeinsamen Plasmamasse ohne erkennbare Zellgrenzen, in welcher ansehnliche Kerne in mäßiger Entfernung verteilt liegen (Fig. 37 *Nph*). Auf einem Querschnitt sieht man in der Regel nicht mehr wie 1—3 Kerne. Über die interessante Struktur des Wandplasmas finden wir in der Literatur mehrere Angaben. WEISMANN hat bei der *Leptodora hyalina* in den Zellen der Schalendrüse »röhren- oder stäbchenförmige Gebilde« gesehen »von etwa 0,001 mm Durchmesser, welche in natürlicher Lage radiär zur Achse des Drüsenschlauchs stehen, also senkrecht auf der äußeren Wand desselben« (74, S. 388). Ähnliches beschreibt GROBBEN (80, S. 2) von der Antennendrüse der *Branchipus*- und der *Estheria*-Larve. Er faßt diese Struktur aber nicht als röhrenförmige Gebilde, wie WEISMANN, sondern als streifig angeordnete Protoplasma Körnchen auf. Außerdem findet er, daß die Streifung nur an der dem Kanallumen abgewendeten Seite sich findet, an der inneren Seite dagegen das Plasma »körnig und auch von Vacuolen durchsetzt« ist. CLAUS (86b, S. 67) bestätigt diese Streifung sowohl für die Antennen — als für die Schalendrüse von *Branchipus*. Weitere Aufklärung der streifigen Struktur gab VEJDOVSKÝ für die Antennendrüse der Gammariden, indem er die Struktur »von feinen der Quere nach ziehenden Fibrillen« ableitet und sogar von »interfibrillären feinen Waben« spricht (01, S. 385). An Stelle des von GROBBEN beobachteten körnigen Plasmas hat er an der Fläche der Zellen nur eine Reihe von 2 μ breiten Alveolen beobachtet.

Auf feinen Schnitten (2—3 μ), welche mit Hämatoxylin und Kaliumchromat gefärbt wurden, fand ich ein sehr klares Strukturbild.

Fig. 38 stellt einen Querschnitt durch die Wand des Nephridialkanals dar. An der Peripherie ist diese Wand von einer Reihe niedriger Alveolen begrenzt, welche dunkler aussehen, also dichtere Konsistenz besitzen als die übrigen Alveolen. Diese Waben sind in Form eines Alveolarsaumes angeordnet. Weiter nach innen liegt eine Schicht von zwei bis drei Wabenreihen, in der die Waben senkrecht übereinander angeordnet sind und in solcher Weise eine Art Säulchen bilden. Wie die Untersuchungen von BÜTSCHLI vielfach gezeigt haben, sind die Querswände der so angeordneten Wabensäulchen viel schwieriger zu sehen als die zusammenhängenden Längswände; das ist jedenfalls die Ursache, warum WEISMANN diese Struktur als Röhrechen aufgefaßt hat. Mit seiner Messung übereinstimmend, ist auf meinen Präparaten die Breite dieser Säulchen $0,7-1\ \mu$. Die gestreifte Plasmaschicht geht allmählich nach der inneren Fläche in eine andre über, in der die Waben unregelmäßige Größe und Anordnung zeigen. Die innerste Reihe dieser Waben bildet wieder einen Alveolarsaum. Dieser innere Alveolarsaum unterscheidet sich indessen von dem äußeren dadurch, daß seine Alveolen groß und hell, also dünnwandig sind. Die Waben des inneren Saumes sind $1\ \mu$ breit und hoch (oder auch etwas mehr); dagegen sind die des äußeren Saumes ungefähr dreimal niedriger und etwas schmaler. Einer solchen Verschiedenheit der beiden Säume entspricht vermutlich auch ihre physiologische Bedeutung; während die Waben des inneren Alveolarsaumes nur die Grenze der Plasmawand bilden, sind an dem äußeren Saume die Connectivfasern (Fig. 38 *cnf*) angeheftet, was natürlich ihre größere Festigkeit erfordert.

VEJDOVSKÝ (01, S. 386) leugnet die Anwesenheit einer inneren Membran in dem Nephridialkanal. Auf meinen Präparaten sehe ich, daß die dem Kanallumen zugewendete Fläche der Waben von einer dunklen Linie (Pellicula) begrenzt ist.

In dem Plasma, welches die Wände des Kanals bildet, konnte ich keine Zellgrenzen unterscheiden; an den Stellen aber, wo die Kerne liegen, ist die Plasmaschicht in der Regel viel dicker und ragt in das Kanallumen hinein (Fig. 37). Man findet in dieser Plasmaschicht nicht selten von feinen Plasmasträngen durchsetzte Vacuolen, welche wahrscheinlich bei der Konservierung entstehen. Die Kerne (*n*), welche von der Fläche rund und auf den Querschnitten oval aussehen, sind die größten von allen in den Geweben des Tieres vorhandenen unverästelten Kernen (Länge $40-60\ \mu$, Höhe $20-30\ \mu$). Der Nucleolus, welcher in der Mitte des Kernes liegt

und wie der Kern auch abgeplattet ist, läßt sich der Größe nach mit kleinen Blutkörpern vergleichen.

Die Drüsenzellen, welche bei den Gammariden an der äußeren Seite des Nephridialkanals sitzen, sind bei *Limnadia* nicht vorhanden; ebenso fehlen sie auch nach GROBBEN (80) in der Antennendrüse der *Estheria*-Larve.

Der Nephridialkanal findet seine Ausmündung am Ende des früher erwähnten Nephridialanhangs (Fig. 39), welcher etwa 1,5 mm lang und 0,15 mm dick ist. Dieser, mit einem Muskel (*M*) versehene Schlauch ist in seiner proximalen Hälfte mit feinen Cuticulahärchen besetzt und trägt kurz vor seiner Spitze einen Kranz distalwärts gerichteter kleiner Borsten. Er besteht aus zwei ineinanderliegenden Röhren, von welchen die innere eine Fortsetzung des eigentlichen Ausführungsgangs des Nephridiums und die äußere einen Auswuchs des Integuments darstellt. Beide Röhren sind durch Connectivfasern miteinander verbunden, und zwischen ihnen zirkuliert Blut. VENDOVSÝ hat die Histologie des Antennendrüsenanhangs der Gammariden beschrieben (01, S. 388). Er findet, daß auch das innere Rohr durch Einstülpung des äußeren entstanden, also epidermoidaler Herkunft ist. Daß bei *Limnadia* die Sache sich anders verhält, beweisen folgende Umstände (Fig. 39''): 1) In der Wand des inneren Rohres findet man keine Kerne, während in der äußeren die Kerne der Epidermiszellen (*epd*) gut nachweisbar sind. 2) Die Connectivstränge (*cnf*) sind ganz ähnlich denen der übrigen Teile des Nephridialkanals; sie sind nur an dem Ende zerfasert, welches von den Epidermiszellen entspringt, an dem Nephridialkanal dagegen und ebenso an dem inneren Rohr des Nephridialanhangs sind sie immer in einem Punkte befestigt. Aus dem Gesagten folgt, daß das innere Rohr des Schalendrüsenschlauches der *Limnadia* eine Fortsetzung des Nephridialkanals ist, dessen Wand hier sehr verdünnt ist (etwa 1 μ) und wohl deswegen keine Kerne enthält. Eine Plasmastruktur dieses inneren Rohres war wegen der außerordentlichen Dünne derselben nicht nachweisbar.

Außer der Schalendrüse haben SPANGENBERG (75, S. 20) und CLAUS (86b, S. 68) bei *Branchipus* Bauch- und Beindrüsen beschrieben. Bei *Limnadia* beobachtete ich in dem Gaumen und in den Basalteilen der Beine Gruppen von Drüsenzellen, welche den Speicheldrüsen ähnlich aussehen; doch konnte ich nirgends einen Ausführungsgang dieser Zellen nachweisen.

VIII. Fortpflanzungsorgane.

Wie ich schon früher erwähnte, waren die sämtlichen von mir untersuchten Tiere Weibchen. Die früheren Forscher (z. B. LERREBOULLET [66], der einige Tausende von Tieren gehabt hat) fanden auch kein Männchen der europäischen *Limnadia*. Bei einer australischen *Limnadia* (*Stanleyana*) hat CLAUS (72 a, c) dagegen sogar eine Mehrzahl von Männchen (von neun Exemplaren sechs) konstatiert. Dies läßt vermuten, daß auch bei der europäischen *Limnadia* Männchen existieren, doch scheint ihr Auftreten ein zeitlich sehr beschränktes zu sein.

Die weiblichen Geschlechtsorgane bestehen aus zwei Ovarien, welche beiderseits vom Darm sich durch den ganzen Thorax erstrecken (Fig. 2 *Or*). Jedes Ovarium (Fig. 17 *Or*, Textfig. 3, Querschnitt) besteht aus einem breiten Kanal, der nach allen Richtungen, mit Ausnahme der lateralen, Verästelungen aussendet. Diese Verästelungen erfüllen die ganze Leibeshöhle des Tieres und dringen sogar in die Protopodite ein. Auf Totalpräparaten hat das Ovarium wegen der großen Menge von hervorgestülpten Eifollikeln ein traubiges Aussehen.

In dem elften Beinsegmente (Fig. 2, 17) geht von jedem Ovarium ein Oviduct (*Ord*) ventralwärts ab, der sich in das Bein dieses Segments erstreckt und dort unter dem Maxillarforsatz ausmündet. Die Mündungsstelle des Oviducts befindet sich auf der inneren Seite des Beines, ist also der Bauchrinne zugewendet.

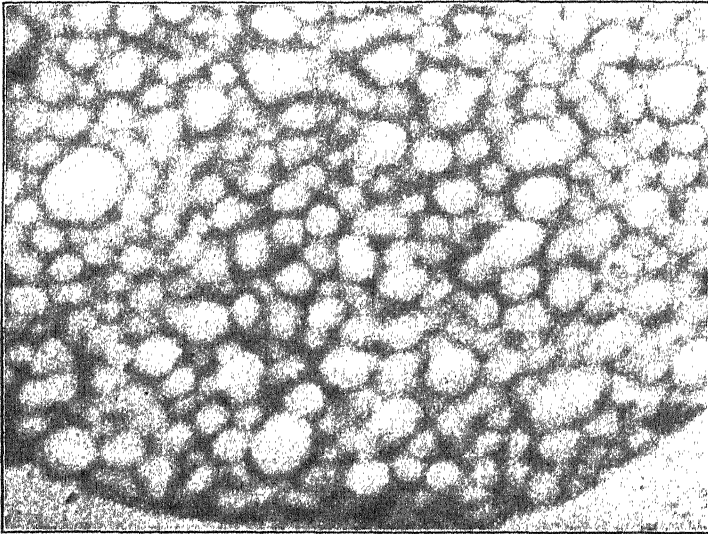
Was den histologischen Bau des Ovariums (Fig. 4, 5) angeht, so besteht die Wand desselben aus einer Lage von Epithelzellen, die auf ihrer Außenseite von einer dünnen Basalmembran (*hm*) bedeckt sind. SPANGENBERG (75, S. 43) hat bei *Branchipus* eine Ovarialmuskulatur beschrieben, deren Vorhandensein aber von CLAUS (86b, S. 83) nicht bestätigt wird. An dem Ovarium von *Limnadia* vermag ich auch keine Muskulatur nachzuweisen.



Textfig. 3.

Querschnitt durch das Ovarium. Vergrößerung 75. Ch, Zentralkanal; V, Verästelungen; O, Ei; Ovs, Ovarialsekret.

In den Ovarialwänden kann man zwei Arten von Epithelzellen unterscheiden: Keimzellen (*kep*), die sich nur in den Verästelungen des Ovariums befinden, und Sekretzellen (*sep*), welche die Wände des Zentralkanals ausschließlich bilden. Die viel niedrigeren Sekretzellen (Fig. 4) scheiden das Sekret (*ors*) aus, das zur Umhüllung der Eier dient. Seine Bildung kann man auf den Schnitten verfolgen. Im Zellplasma werden entweder ganz kleine Sekrettröpfchen gebildet, welche ins Innere des Ovariums ausgestoßen werden, um dort zu größeren Massen zusammenzufließen, oder es wird intracellulär



Textfig. 4.

Photographie eines Schnittes durch einen Ovarialsekrettropfen. Schnittdicke 3 μ . Hämatoxylin, Kaliumchrom. Obj. 2 mm, Projekt. Oc. 4. Vergrößerung 1550.

ein so großer Tropfen gebildet, daß er nahezu die Hälfte der Zelle ausfüllt und den Zellkern, welcher gewöhnlich in der Zellmitte liegt, nach der Peripherie der Zelle hinschiebt. Der Kern wird in diesem Falle deformiert, entsprechend der Oberfläche des Tropfens. Das Sekret ist eine sehr stark tingierbare Substanz, welche in größerer Masse eine sehr schöne schaumige Struktur zeigt. Die Textfigur 4 ist eine photographische Aufnahme eines solchen Sekrettropfens. Die Alveolen sind verschieden groß, dickwandig und zeigen keine Regelmäßigkeit in der Anordnung. Nur um größere Alveolen wird ein Alveolarsaum gebildet.

Die Verzweigungen des Ovariums sind mit hohen, kolbenförmigen Zellen (Fig. 5 *kep*) bekleidet, welche nicht dicht nebeneinander

sitzen. In ihren Zwischenräumen findet man andre, niedrigere Zellen (*sep*) mit kleineren Kernen; das sind dieselben, Ovarialsekret produzierenden Zellen, welche eben beschrieben wurden. Man sieht auch in den Verzweigungen, wie die Sekrettröpfchen in den niedrigen Zellen und zwischen den hohen Zellen liegen. Diese beiden verschiedenen Zellarten hat SPANGENBERG (75, S. 43—44) auch in dem Eierstocke von *Branchipus* beobachtet; er nennt sie Eizellen und Dotter- oder Abortivzellen. CLAUS (86b, S. 82) dagegen findet keinen Gegensatz zwischen diesen beiden Zellen und spricht nur von »verschieden großen Zellen des Keimlagers« bei *Branchipus*. Bei *Limnadia* ist, wie gesagt, die Verschiedenheit der beiden Zellarten, außer in der Größe, auch in dem Sekretionsvermögen der niedrigen Zellen ausgesprochen.

Die weitere Entwicklung der hohen Keimzellen ist ziemlich schwer zu verfolgen. Man sieht, wie die Keimzelle größer wird, wobei gleichzeitig die Ovarialwand sich an dieser Stelle ein wenig ausbuchtet als erste Anlage eines späteren Follikels. Die Sekretzellen in der Umgebung der wachsenden Keimzelle vermehren sich und umschließen dieselbe mehr oder weniger. Hierauf beginnt die Teilung der Keimzelle zuerst in zwei und dann in vier Zellen, indem sich gleichzeitig die Ausbuchtung der Ovarialwand, in welcher die vier Zellen liegen, zu einem taschenartigen Follikel erhebt. Dieses Vierzellenstadium (Fig. 6) ist ähnlich dem von *Apus*, nur ist bei letzterem das ganze Gebilde kuglig, wogegen die vier Zellen bei *Limnadia* einen länglichen Körper darstellen. Diese Gruppe von vier Zellen erfüllt das Innere des Follikels und ist von einer Schicht der Sekretzellen umhüllt, welche nun die Wand des Follikels bildet. Obgleich die äußeren Umrisse der Sekret- oder Follikelwandzellen sich deutlich erhalten, vermag man keine Kerne mehr in ihnen zu erkennen. Auf den Schnitten (Fig. 6) kann man aber den Übergang zwischen den gewöhnlichen, an der Basis der Vierzellengruppen liegenden Sekretzellen und diesen reduzierten Zellen verfolgen. Man sieht, daß die Zellkerne immer kleiner werden, während das Protoplasma heller wird. In dem Follikel selbst enthalten die Zellen nur ein oder mehrere Sekrettröpfchen.

Von den vier in dem Follikel liegenden Zellen bildet die distale die Eizelle (*ox*); die drei übrigen sind Nährzellen (*nx*). Im Laufe der Entwicklung werden letztere immer kleiner, während die wachsende Eizelle endlich den ganzen Follikel allein erfüllt. Jetzt ist sie ganz kuglig (Fig. 6) und erreicht die Größe von 0,12 mm im Durchmesser,

welche derjenigen des fertigen Eies entspricht. Der in der Mitte der Eizelle liegende Kern ist auch stark gewachsen; vor dem Beginn der Teilung in Ei- und Nährzellen war er etwa $10\ \mu$ groß, jetzt beträgt sein Durchmesser etwa $22\ \mu$.

In der Follikelwand kann man auf diesem Stadium (Fig. 6a, b') keine Zellgrenzen mehr unterscheiden; man erkennt in der Wand nur eine Reihe von Plasmawaben, die radiär (in Form eines Alveolar-saumes) angeordnet sind.

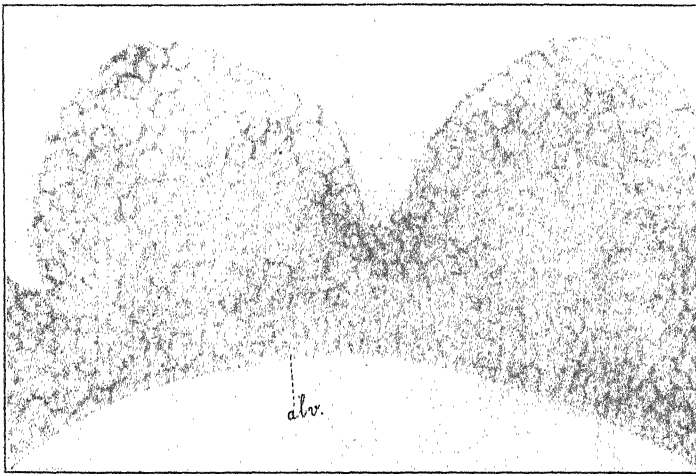
Noch vor der Reduktion der Nährzellen beginnt in der Eizelle die Dotterbildung. Einen Dotterkern konnte ich nicht nachweisen, vielmehr treten in dem gesamten Plasma der Eizelle zuerst ganz winzige Dotterkörnchen auf (Fig. 6 do), welche bei dem Wachstum der Zelle immer größer werden. Die äußerste, dem Follikel angrenzende Plasmaschicht ist dotterfrei (Fig. 6^a) und läßt einen schönen Alveolar-saum erkennen.

Nachdem die Eizelle bis zur Größe des fertigen Eies herangewachsen ist und ihre Dotterkörnchen die Maximalgröße erreicht haben, tritt sie aus dem Follikel heraus, zunächst in das Ovarial-ästchen, welches dem Follikel angehört, wo sie einige Zeit verweilt. Hier vollzieht sich die Eireifung, wobei gleichzeitig eine dünne Schicht von Ovarialsekret als Schale auf der Eioberfläche abgelagert wird. Hierauf tritt das Ei in den Zentralkanal des Ovariums, der eventuell als Eibehälter oder Uterus bezeichnet werden kann, wie es auf der Fig. 7 dargestellt ist. Hinter dem ausschlüpfenden Ei sehen wir die Verzweigung des Ovariums, an welcher der zusammengeschrumpfte leere Follikel (F') sitzt. In dem Zentralkanal schreitet die Bildung der Eischale fort, indem sich weitere Sekrettröpfchen an die Anlage der Schale ansetzen. Endlich wird das beschaltete Ei durch den Oviduct ausgestoßen, um in den Brutraum über dem Rücken des Tieres einzutreten. Diese Eier sind von einer dicken (bis $25\ \mu$) Schale umgeben, deren Oberfläche halbkugelförmige Erhebungen zeigt.

Solange das Ei sich in dem Ovarium befindet, bewahrt seine Schale noch denselben grobschaumigen, unregelmäßigen Bau, welchen wir bei der Betrachtung der Ovarialsekretropfen beobachtet haben. Dagegen zeigt die Schale des abgelegten Eies eine sehr regelmäßige Struktur. Die Alveolen sind hier mehr polygonal geworden, und ihre Wände besitzen eine gleichmäßige und geringere Dicke (Textfig. 5). An den Stellen, wo drei Wabenkanten zusammenstoßen, sind Knotenpunkte überall deutlich ausgeprägt. Die Waben sind ihrer Größe nach regelmäßig angeordnet: die größeren liegen mehr peripher,

dagegen wird die innere Schalenschicht von kleineren Waben gebildet, deren innerste Reihe in einem schön ausgeprägten, um das ganze Ei deutlichen Alveolarsaum übergeht. Auch in der übrigen Wabenmasse sind solche Säune um größere Alveolen nicht selten. Im ganzen bietet also die Eischale, wie die Textfigur 5 zeigt, ein sehr charakteristisches Beispiel für die Wabenstruktur.

Am Oviduct (Fig. 3) kann man zwei Abschnitte unterscheiden. Der proximale (1) stellt einen von dem Ovarium abgezweigten Kanal



Textfig. 5.

Photographie eines Querschnittes durch die Schale des abgelegten Eies. Schnittdicke 3 μ . Hämatoxylin, Kaliumchrom. Obj. 2 mm, Projekt. Oc. 4. Vergrößerung 1550. *alv.*, Alveolarsaum der Eischale.

dar; der zweite (2) wird durch Einstülpung der Epidermis gebildet. Dementsprechend bestehen die Wände des ersten Abschnittes aus niedrigen Ovarialsekretzellen (*sep*). Dieser Abschnitt ist auf seiner lateralen, nach außen gewendeten Seite von einer der Fortsetzungen der früher (S. 591) beschriebenen Peritonealmembran (*Pr*) bekleidet. Zwischen dem proximalen und dem distalen Oviduct befindet sich eine schwach nach hinten gerichtete Ausbuchtung, welche von Ringmuskulatur (*Mr*) umgeben ist. Zur Erweiterung des Oviducts heften sich an diese Stelle Dilatoren, welche von dem Integument des betreffenden Protopodits entspringen (Fig. 17 und 3 *Dil*). Im Endabschnitt des Oviducts finden sich ganz niedrige Epidermiszellen (*epd*), deren dem Oviductlumen zugewendete Fläche mit einer Cuticula (*cu*) bekleidet ist.

Zum Schluß bleibt mir noch die angenehme Pflicht, meinen hochverehrten Lehrern, Herren Professor O. BÜTSCHLI und Professor A. SCHUBERG für ihre liebenswürdige Hilfe, die sie mir bei Ausführung dieser Arbeit in reichstem Maße gewährten, meinen aufrichtigsten Dank auszusprechen.

Heidelberg, im April 1904.

Literatur.

49. W. BAIRD, Monograph of the family Linnadidae, a family of entomostracous Crustacea. Proc. Zool. Soc. London. XVII. 1849. Ann. mag. of nat. hist. 2 Ser. Vol. 6. 1850.
98. A. BETHE, Das Zentralnervensystem von *Carcinus maenas*. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XLIV. 1895. Bd. L. 1897. Bd. LI. 1898.
94. A. VAN BÖMMEL, Über Cuticularbildungen bei einigen Nematoden. Arb. zool.-zoot. Inst. Würzburg. Bd. X.
- 94—95. A. BRAUER, Beiträge zur Kenntnis der Entwicklungsgeschichte des Skorpions. Diese Zeitschr. Bd. LVII und Bd. LIX.
72. FR. BRAUER, Über Phyllopoden. Tagebl. d. 45. Vers. deutsch. Naturf.
75. M. BRAUN, Über die histologischen Vorgänge bei der Häutung von *Astacus fluviatilis*. Arb. zool.-zoot. Inst. Würzburg. Bd. II.
20. AD. BRONGNIART, Mémoire sur le Linnadia nouveau genre de crustacés. Mém. du Muséum d'hist. nat. Tom. VI. 1820. Auch in Isis 1822.
91. O. BÜTSCHLI und W. SCHEWIAKOFF, Über den feineren Bau der quergestreiften Muskeln von Arthropoden. Biol. Centralblatt. Bd. XI.
92. O. BÜTSCHLI, Untersuchungen über mikroskopische Schäume und das Protoplasma. Leipzig.
98. ——— Untersuchungen über Strukturen. Leipzig.
- 72a. C. CLAUS, Über das Männchen der Gattung Linnadia. Nachricht. d. K. Ges. d. W. Göttingen.
- 72b. ——— Zur Kenntnis des Baues und der Entwicklung von *Apus* und *Branchipus*. Ibid.
- 72c. ——— Über den Körperbau einer australischen Linnadia und über die Männchen derselben. Diese Zeitschr. Bd. XXII.
75. ——— Die Schalendrüse der Daphniden. Ibid. Bd. XXV.
- 86a. ——— Neue Beiträge zur Morphologie der Crustaceen. Arb. zool. Inst. Wien. Bd. VI.
- 86b. ——— Untersuchungen über die Organisation und Entwicklung von *Branchipus* und *Artemia*, nebst vergleichenden Bemerkungen über andere Phyllopoden. Ibid.
- 91a. ——— Das Medianauge der Crustaceen. Ibid. Bd. IX.
- 91b. ——— Über das Verhalten des nervösen Endapparates an den Sinneshaaren der Crustaceen. Zool. Anzeig. Bd. XIV.

903. W. A. CUNNINGTON, Studien an einer Daphnide, *Simocephalus sima*. Beiträge zur Kenntnis des Zentralnervensystems und der feineren Anatomie der Daphniden. Jen. Zeitschr. Bd. XXXVII.
70. A. DOHRN, Die Schalendrüse und die embryonale Entwicklung der Daphniden. Ibid. Bd. V.
902. SVEN EKMAN, Beiträge zur Kenntnis der Phyllopodenfamilie Polyartemidae. Bih. K. Svenska Vet.-Akad. Handling. Bd. XXVIII. Afd. IV.
76. G. FICKER, Zur Kenntnis der Entwicklung von *Estheria ticinensis*. Sitzb. d. K. K. Akad. d. Wissensch. Wien. I. Abt. Bd. LXXIV.
79. A. GERSTAECKER, BRONNS Klassen und Ordnungen. Bd. V. I. Abt. I. Hälfte. Leipzig und Heidelberg.
79. C. GROBBEN, Die Entwicklungsgeschichte der *Moina rectirostris*, zugleich ein Beitrag zur Kenntnis der Anatomie der Phyllopoden. Arb. Zool. Inst. Wien. Bd. II.
80. — Die Antennendrüse der Crustaceen. Ibid. Bd. III.
53. ED. GRUBE, Bemerkungen über die Phyllopoden, nebst einer Übersicht ihrer Gattungen und Arten. Arch. f. Naturgesch. Jahrg. 19. Bd. I. Jahrg. 20. Bd. I.
63. — Über die Phyllopoden mit zweiklappiger Schale. 40. Jahresber. der Schles. Ges. f. vaterl. Kultur (f. d. J. 1862).
65. — Über die Gattung *Estheria* und *Limnadia* und einen neuen *Apus*. Arch. f. Naturgesch. Jahrg. 31. Bd. I.
97. GRUVEL, Sur quelques points de l'histologie des muscles des cirripèdes. Compt. rend. de l'Acad. des Sciences. Paris. Tom. CXXIII.
93. H. J. HANSEN, Zur Morphologie der Gliedmaßen und Mundteile bei Crustaceen und Insekten. Zool. Anzeiger. Bd. XVI.
99. M. HEIDENHAIN, Über die Struktur der Darmepithelzellen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. LIV.
04. J. FR. HERMANN, Mémoire aptérologique. Publié par Hammer, Strassbourg.
902. NILS HOLMGREN, Über das Verhalten des Chitins und Epithels zu den unterliegenden Gewebearten bei Insekten. Anat. Anzeig. Bd. XX.
81. TH. HUXLEY, Der Krebs. Eine Einleitung in das Studium der Zoologie. Leipzig.
42. N. JOLY, Note sur les genres *Limnadia*, *Estheria*, *Cyzicus* et *Isaura*. Ann. Scienc. natur. Zool. II. Sér. Tom. XVII.
80. S. JOURDAIN, Sur les cylindres sensoriels de l'antenne interne des Crustacées. Compt. rend. de l'Acad. des Sciences. Paris. Tom. XCI.
64. C. B. KLUNZINGER, Beiträge zur Kenntnis der Limnadiden. Diese Zeitschr. Bd. XIV.
903. E. KOTTE, Beiträge zur Kenntnis der Hautsinnesorgane und des peripheren Nervensystems der Tiefseecapoden. Zool. Jahrb. Abt. f. Anat. Bd. XVII.
902. A. LABBÉ, Sur la continuité fibrillaire des cellules épithéliales et des muscles chez les *Nebalia*. Compt. rend. de l'Acad. des Sc. Paris. T. CXXXV.
50. A. LEREBoullet, Observation sur le cœur et sur la circulation dans la *Limnadia Hermannii* et dans les Daphnies. Mém. Soc. Mus. d'hist. nat. Strassbourg. Tom. IV.
65. — Über den Bau der *Limnadia Hermannii*. Amtl. Ber. 39. Vers. deutsch. Naturf. u. Ärzte. (64).

66. A. LEREBoulLET, Observation sur la génération et le développement de la Linnadie de Hermann. Ann. Sc. natur. Zool. V. Sér. Tom. V.
51. FR. LEYDIG, Über *Artemia salina* und *Branchipus stagnalis*. Diese Zeitschr. Bd. III.
- 60a. — Naturgeschichte der Daphniden. Tübingen.
- 60b. — Über Geruchs- und Gehörgänge der Krebse und Insekten. Arch. Anat. u. Physiol.
758. C. LINNÉ, Systema naturae. Tom. I. Pars. V. Ed. X. p. 3003.
77. V. LILLEBORG, Synopsis Crustaceorum Suecicorum ordinis Branchiopodorum et subordinis Phyllopodorum. Nov. Act. Acad. Scient. Upsal. Vol. extr. ordin. edit.
903. S. MAZIARSKI, Sur les rapports des muscles et de la cuticule chez les crustacés. Bull. de l'Acad. des Sciences de Cracovie. Cl. math. et nat.
903. F. MERKEL, Über *Limnadia gigas* (Hermann). Mitteil. des badisch. zool. Vereins. 16.
40. M. MILNE EDWARDS, Histoire naturelle des Crustacés. Paris.
83. A. S. PACKARD, A Monograph of North-American Phyllopod Crustacea. 12. Ann. Rep. U. St. Geol. Geogr. Survey. Washington.
85. P. PELSENEER, Observations on the nervous system of *Apus*. Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. XXV.
88. VOM RATH, Über die Hautsinnesorgane der Insekten. Diese Zeitschr. Bd. XLVI.
91. — Zur Kenntnis der Hautsinnesorgane der Crustaceen. Zool. Anzeiger. Bd. XIV.
- 90a. G. RETZIUS, Zur Kenntnis des Nervensystems der Crustaceen. Biolog. Untersuch. Neue Folge I.
- 90b. — Muskelfibrille und Sarkoplasma. Ibid.
95. — Das sensible Nervensystem der Crustaceen. Ibid. Neue Folge VII.
83. F. RICHTERS, *Limnadia Garretti* n. sp. Abh. SENCKENBERG. Nat. Ges. Bd. XII.
75. J. SAHLBERG, Om Finlands hittills kända Phyllopoder och återfinnandet af LINNÉs *Monoculus lenticularis*. Notiser ur Sällsk. pro fauna et flora Fennica förhandl., ny serie 11te häft¹.
96. G. O. SARS, Fauna Norvegiac. Bd. I. Christiania.
03. — Fresh-Water Entomostraca from China and Sumatra. Arch. f. Mathem. og. Naturv. Bd. XXV. Kristiania.
71. TH. v. SIEBOLD, Beiträge zur Parthenogenese der Arthropoden. Leipzig.
86. E. SIMON, Etude sur les Crustacés du sousordre des Phyllopoies. Ann. Soc. Entom. de France. 6. Série. VI.
75. FR. SPANGENBERG, Zur Kenntnis von *Branchipus stagnalis*. Diese Zeitschr. Bd. XXV. Suppl.
78. — Bemerkungen zur Anatomie der *Limnadia Hermannii* Brongn. Ibid. Bd. XXX. Suppl.
902. K. W. SPENCER, Zur Morphologie des Zentralnervensystems der Phyllopoden. Diese Zeitschr. Bd. LXXI.
41. E. G. ZADDACH, De apodis cancriformis Schaeff. Dissertatio inauguralis. Bonnae.

¹ Ich konnte diese Arbeit leider nicht im Original lesen.

901. F. VEJDOVSKÝ, Zur Morphologie der Antennen- und Schalendrüse der Crustaceen. Diese Zeitschr. Bd. LXIX.
 74. A. WEISMANN, Über Bau und Lebenserscheinungen von *Leptodora hyalina*. Diese Zeitschr. Bd. XXIV.

Erklärung der Abbildungen.

Alle Figuren beziehen sich auf *Limnadia lenticularis* L. und sind mit Ausnahme von Fig. 1, 2 und 9 mit Hilfe des ABRESCHEN Zeichenapparates (Mikroskop von ZEISS) entworfen.

Gemeinsame Bezeichnungen:

- | | |
|---|---|
| <i>A</i> ¹ , erste Antenne; | <i>Exp</i> , Exopodit; |
| <i>A</i> ² , zweite oder Ruderantenne; | <i>Exp.f</i> , Fortsatz des Exopodits; |
| <i>Ag.e</i> , einfaches Auge; | <i>Fst</i> , Furcalstacheln des Abdomens; |
| <i>Ag.e.f</i> , Fortsatz des einfachen Auges; | <i>fx</i> , Fettzelle; |
| <i>Agk</i> , Augenkammer; | <i>G</i> ¹ , Unterschlundganglion; |
| <i>Agk.oe</i> , Öffnung derselben; | <i>G</i> ² , Ganglion des Mandibelsegments; |
| <i>Agk.or</i> , Augenkammerorgan; | <i>G</i> ³ , Ganglion des ersten Maxillensegments; |
| <i>Ag.ss</i> , zusammengesetzte Augen; | <i>G</i> ⁴ , Ganglion des zweiten Maxillensegments; |
| <i>ans</i> , anisotrope Muskelsubstanz; | <i>G</i> ⁵ , <i>G</i> ⁶ — <i>G</i> ³⁰ , Ganglien der Thorakalsegmente; |
| <i>B</i> , Bein; | <i>G.Ag.e</i> , Ganglion des einfachen Auges; |
| <i>bs</i> , Cuticularsaum des Mitteldarmepithels; | <i>G.opt</i> , Ganglion opticum; |
| <i>bx</i> , Blutkörper; | <i>G.vs</i> , Visceralganglion; |
| <i>Cbr</i> , Cerebralganglion; | <i>H</i> , Herz; |
| <i>ck</i> , Zentralkörper des Cerebralganglion; | <i>hm</i> , Hüllmembran des Ovariums; |
| <i>Cl</i> , Längskommissur; | <i>is</i> , isotrope Muskelsubstanz; |
| <i>cnf</i> , Connectivfaser; | <i>kep</i> , Keimnepeithel; |
| <i>Cq.G</i> ¹ , Querkommissur d. Unterschlundganglien; | <i>L</i> , Leberschläuche; |
| <i>Cq.h</i> , hintere Querkommissur der Thorakalsegmente; | <i>Lbr</i> , Oberlippe; |
| <i>Cq.v</i> , vordere Querkommissur der Thorakalsegmente; | <i>M</i> , Muskel; |
| <i>Cq.vs</i> , Querkommissur der Visceralganglien; | <i>M.A</i> ¹ , Muskel der ersten Antenne; |
| <i>Cs</i> , Endsäckchen der Schalendrüse; | <i>M.A</i> ² , Muskel der zweiten Antenne; |
| <i>cu</i> , Cuticula; | <i>M.Ag</i> , Muskel der zusammengesetzten Augen; |
| <i>d</i> , Abdominaldorn; | <i>M.B.I—XI</i> , Beinmuskeln; |
| <i>d.ep</i> , Epithel des Mitteldarmes; | <i>M.c</i> , Connectivmuskel zwischen dem Körper und der Schale; |
| <i>Dil</i> , Dilatoren; | <i>Md</i> , Mitteldarm; |
| <i>do</i> , Dotterkörner der Eizelle; | <i>Mdb</i> , Mandibel; |
| <i>Ed</i> , Enddarm; | <i>M.dr</i> , dorsaler Längsmuskel; |
| <i>Endp</i> , Endopodit; | <i>M.do</i> , dorsoventraler Muskel; |
| <i>epd</i> , Epidermis; | <i>Ml</i> , Längsmuskel; |
| <i>Epp</i> , Epipodit; | <i>M.Lbr</i> , Oberlippenmuskeln; |

- M.Lbr.*, Levator der Oberlippe;
M.Mbh.I-III. Muskeln der Mandibel;
M.Mc¹, Muskel der ersten Maxille;
M.Mc², Muskel der zweiten Maxille;
M.P., Gaumenmuskel;
Mr., Ringmuskel;
M.Sch., Adductor der Schale;
M.t., transversaler Muskel;
M.v., ventraler Längsmuskel;
M.Vd. Dilatoren des Schlundes;
Mc¹, erste Maxille;
Mc², zweite Maxille;
Mc^f, Maxillarfortsatz des Beines;
N., Nerv;
n., Nucleus;
N.A¹, Nerv der ersten Antenne;
N.A², Nerv der zweiten Antenne;
N.B., Beinerv;
N.Lbr., Nerv der Oberlippe;
N.M., Nerv der Thorakalmuskulatur;
n.M., Nucleus der Muskelfaser;
N.Mbh., Nerven für die Mandibeln;
N.Mc¹, Nerven für die ersten Maxillen;
N.Mc², Nerven für die zweiten Maxillen;
n.N., Nucleus der Nervenfaser;
N.opt., Nerv des zusammenges. Auges;
Nph., Kanal der Schalendrüse (Nephridium);
Nph.f., Nephridialanhang;
Npl.Etl., Nervenplexus des Enddarmes;
Npl.Lbr., Nervenplexus der Oberlippe;
N.Sch., Nerven für den Adductor der Schale;
N.So., Nerv des Scheitelorgans;
Or., Mundöffnung;
Ov., Ovarium;
Oed., Oviduct;
ocs., Ovarialsekret;
Pp., Protopodit;
Prt., Peritonealmembran;
Psb., Punktsubstanz des Nervensystems (Neuropil);
rtz., Retinazellen;
Sch., Schale;
sep., Sekretzellen des Ovarialepithels;
Ss.B., Sinnesborsten;
si., Sinneszelle;
sm., Stützmembran des Mitteldarmes;
So., Scheitelorgan;
Spd., Speicheldrüse;
Spd.a., Ausführung der Speicheldrüse;
srp., Sarkoplasma;
Vd., Oesophagus;
V.Sc., Bauchlamelle;
as., Zwischenscheibe der Muskelfasern.

Tafel XIX.

- Fig. 1. Das Tier in natürlicher Größe; rechte Seitenansicht.
 Fig. 2. Etwas schematisiertes Gesamtbild von der rechten Seite. Vergr. 15.
 Fig. 3. Längsschnitt durch den Oviduct aus einem Querschnitt durch den Tierkörper (Fig. 17). DELAFIELDsches Hämatoxylin, Eosin. Vergr. 100.
 Fig. 4. Längsschnitt durch die Wand des Zentralkanals des Ovariums (Eierbehälter). Schnittdicke 3 μ . Hämatoxylin, Kaliumchrom. Obj. 2 mm, Oc. 4. Vergr. 500.
 Fig. 5. Längsschnitt durch die Wand einer Verzweigung des Ovariums. Dasselbe Präparat und dieselbe Vergr. wie Fig. 4.
 Fig. 6. Schnitt durch eine Verzweigung des Ovariums mit einem jungen und einem ausgewachsenen Ei. Schnittdicke 3 μ . Hämatoxylin, Kaliumchrom. Vergr. 180. *ox.*, Eizelle; *nz.*, Nährzellen; *F.*, Follikel; *F_l*, entleerter Follikel.
 Fig. 6a. Randpartie eines ausgewachsenen Eies. Dasselbe Präparat wie Fig. 6. Obj. 2 mm, Oc. 8. Vergr. 1000.
 Fig. 7. Schnitt durch ein fertiges Ei, das im Ausschlüpfen in den Zentralkanal des Ovariums begriffen ist. Dasselbe Präparat und dieselbe Vergrößerung wie Fig. 6.
 Fig. 8. Teil eines Querschnittes durch die Herzwand. Hämatoxylin, Kaliumchrom. Obj. 2 mm, Oc. 4. Vergr. 500.

Tafel XX.

Fig. 9. Vorderer Teil des Körpers mit der Anordnung der Muskulatur. Rechte Seitenansicht. Vergr. 15.

Fig. 10. Linke Ruderantenne von der Außenseite betrachtet. Vergr. 15. *b*, erstes Basalglied mit dem Seitenanhang; *b*₁, zweites Basalglied; *α*, Außenast; *α*₁, Innenast.

Fig. 10*a*. Hakenförmige Dornen der Ruderantenne stärker vergrößert.

Fig. 11. Neuntes Bein der linken Seite von vorn gesehen. Osmiumsäure. Vergr. 25. I—IV, die vier Lappen des Endopodits.

Fig. 12. Oberlippe von der nach der Mundhöhle gerichteten Fläche gesehen. Alaunkarmin. Vergr. 20. *ep*, sog. Epipharynx; *a*, äußerer, *i*, innerer Vorsprung der Oberlippe.

Fig. 13. Erste Antenne. Seitenansicht. Osmiumsäure. Vergr. 35.

Fig. 14. Mundgliedmaßen. Ventralansicht. Vergr. 35. *ke*, Kauzylinder; *z*, chitinöse Verdickung.

Fig. 15. Kaufläche der Mandibel. Vergr. 75. Linie *AB* zeigt die Richtung des Schnittes, welcher auf der Figur 22 abgebildet ist. *R*, Rinnen.

Fig. 16. Kombiniertes Querschnitt durch den vorderen Körperteil in der auf Fig. 9 durch die beiden Pfeile (16) angegebenen Richtung. DELAFIELD'sches Hämatoxylin, Eosin. Vergr. 20.

Fig. 17. Kombiniertes Querschnitt durch das elfte Beinsegment. DELAFIELD'sches Hämatoxylin, Eosin. Vergr. 20.

Fig. 18*a*—*f*. Verschiedene Bildungsstadien der Beinborsten während der Häutung. Boraxkarmin. Vergr. 100.

Tafel XXI.

Fig. 19. Querschnitt durch die äußere Chitinhaut der Schale. Schnittdicke 4 μ . Hämatoxylin, Kaliumchromat, Wasser. Obj. 2 mm, Oc. 12. Vergr. 1500. *a*, *b*, *c*, drei Chitinlagen.

Fig. 20. Kleiner Teil der Cuticula einer verdauten ersten Antenne. Flächenansicht. Methylviolett, Wasser. Obj. 2 mm, Oc. 12. Vergr. 1500. Einstellung tief.

Fig. 21. Dieselbe Partie und dieselbe Vergrößerung wie Fig. 20. Einstellung hoch.

Fig. 22. Längsschnitt durch die Kaufläche der Mandibel. Schnittdicke 2 μ . Hämatoxylin, Kaliumchromat, Wasser. Vergr. 100. *cu*₁, *cu*₂, *cu*₃, die drei Lagen des Chitins.

Fig. 23. Teil desselben Längsschnittes wie Fig. 22. Obj. 2 mm, Oc. 8. Vergr. 1000.

Fig. 24. Schräger Querschnitt durch die Kaufläche der Mandibel. Schnittdicke 2 μ . Hämatoxylin, Kaliumchromat, Wasser. Obj. 2 mm, Oc. 8. Vergr. 1000.

Fig. 25. Teil eines Querschnittes durch die Ventralwand des Thorax. Epidermis der Bauchrinne mit der dorsal darüber liegenden Bauchlamelle. Boraxkarmin, Eisenhämatoxylin. Obj. 2 mm, Oc. 4. Vergr. 500.

Fig. 26. Flächenansicht der Schale von der inneren Seite aus der Umgebung der Schalendrüse. Boraxkarmin. Obj. 2 mm, Oc. 8. Vergr. 1000. *epd.i*, die großen Epidermiszellen der inneren Wand; *epd.a*, die viel kleineren der äußeren Wand.

Fig. 27. Querschnitt durch die Schale. Schnittdicke $5\ \mu$. Hämatoxylin, Kaliumchromat. Obj. 2 mm, Oc. 8. Vergr. 1000.

Fig. 28. Längsschnitt durch eine kleine Partie einer ventralen Muskelfaser. Schnittdicke $1\ \mu$. Gentianaviolett, Wasser. Obj. 2 mm, Oc. 18. Vergr. 2250.

Fig. 29. Anheftungsstelle des Mandibelmuskels an der Cuticula. Aus einem Querschnitt durch den vorderen Körperteil. Schnittdicke $5\ \mu$. Hämatoxylin, Kaliumchromat, Säurefuchsin, Wasser. Obj. 2 mm, Oc. 8. Vergr. 1000.

Fig. 30. Ein anderer Schnitt durch denselben Muskel. *sc.* Sehne. Behandlung und Vergrößerung wie Fig. 29.

Fig. 31. Anheftungsstelle des Schalenmuskels an der Epidermis. Nach demselben Präparat wie die Fig. 29 und 30. Obj. 2 mm, Oc. 4. Vergr. 500.

Fig. 32. Sagittalschnitt durch die Oberlippe und den Oesophagus. Schnittdicke $5\ \mu$. Boraxkarmin, Osmiumsäure, Holzessig. Vergr. 44. *a.* äußerer, *i.* innerer Vorsprung der Oberlippe.

Fig. 33 *a* u. *b.* Schräger Flächenschnitt durch das Epithel des Mitteldarmes. Dasselbe Präparat wie die Fig. 32. Obj. 2 mm, Oc. 4. Vergr. 500. *x.* Einschlußkörper.

Fig. 34 u. 35. Querschnitte durch die Wand des Mitteldarmes. Dasselbe Präparat und dieselbe Vergrößerung wie Fig. 33.

Fig. 35 *a.* Inneres Ende einer Darmepithelzelle mit dem Cuticularsaum. Dasselbe Präparat wie Fig. 35. Obj. 2 mm, Oc. 12. Vergr. 1500.

Fig. 36. Querschnitt durch das Abdomen. Boraxkarmin, Osmiumsäure, Holzessig. Vergr. 78.

Fig. 37. Querschnitt durch die Schale in der Region der Schalendrüse, DELAFIELDSches Hämatoxylin, Eosin. Vergr. 100.

Fig. 38. Querschnitt durch die Wand des Nephridialkanals mit einem Connectivstrang zwischen letzterem und den Epidermiszellen. Schnittdicke $3\ \mu$. Hämatoxylin, Kaliumchrom., Wasser. Obj. 2 mm, Oc. 8. Vergr. 1000.

Fig. 39. Endanhang des Nephridialkanals in toto. Osmiumsäure. Vergr. 78.

Fig. 39 *a.* Stückchen der Wand des Nephridialanhangs im optischen Längsschnitt. Obj. 2 mm, Oc. 4. Vergr. 500.

Tafel XXII.

Fig. 40. Medianer Sagittalschnitt durch den ventralen Teil des Kopfes. Boraxkarmin, Osmiumsäure, Holzessig. Vergr. 44. *hky.* Kristallkegel; *hkyg.* Kristallkegelzellen.

Fig. 40 *a.* Seitlicher Sagittalschnitt durch das Cerebralganglion. Dasselbe Präparat und dieselbe Vergrößerung wie Fig. 40.

Fig. 41. Eine Anzahl aufeinanderfolgender Querschnitte durch das Cerebralganglion mit dem einfachen Auge. DELAFIELDSches Hämatoxylin, Eosin. Vergr. 44. Die Zahlen I—IV an der Fig. 40 *a* zeigen die Regionen, durch welche die Schnitte I—IV geführt sind.

Fig. 42. Unterschlundganglien mit den Visceralganglien und dem Nervenplexus der Oberlippe (Kombinationsbild von Querschnitten Fig. 16). DELAFIELDSches Hämatoxylin, Eosin. Vergr. 44.

Fig. 43. Vorderer Teil des Zentralnervensystems von der Ventralseite. Totalpräparat. Boraxkarmin. Vergr. 20.

Fig. 43 *a.* Sagittalschnitt durch ein Ganglion der Bauchkette. Hämatoxylin, Kaliumchromat. Vergr. 100.

Fig. 44. Sagittalschnitt durch die Mitte der Bauchrinne mit der Bauchlamelle und den Querkommissuren der Bauchkette. Boraxkarmin, Osmiumsäure. Holzessig. Vergr. 44.

Fig. 45. Scheitelorgan in toto. Rechte Seitenansicht. Osmiumsäure. Vergr. 78.

Fig. 46. Horizontalschnitt durch den distalsten Teil des Scheitelorgans. Schnittdicke $3\ \mu$. Hämatoxylin, Kaliumchromat., Säurefuchsin. Obj. 2 mm, Oc. 4. Vergr. 500.

Fig. 47. Teil eines Längsschnittes durch die erste Antenne. Ein Geruchsendorgan. Schnittdicke $3\ \mu$. Hämatoxylin, Kaliumchromat., Säurefuchsin. Obj. 2 mm, Oc. 4. Vergr. 500. *pk*, Porenkanal; *h*, Cuticularfortsatz.

Fig. 47a. Porenkanal eines Endorgans der ersten Antenne. Obj. 2 mm, Oc. 8. Vergr. 1000. *axs*, Achsenstrang.

Fig. 48. Aufeinanderfolgende Querschnitte durch ein Geruchsorgan der ersten Antenne. Schnittdicke $3\ \mu$. Hämatoxylin, Kaliumchromat., Säurefuchsin. Obj. 2 mm, Oc. 4. Vergr. 500. Die horizontalen Striche *I—VI* auf Fig. 47 zeigen die Regionen an, durch welche die Schnitte *I—VI* geführt sind.

Fig. 49. Längsschnitt durch die vollentwickelte Basis der Sinnesborsten des Endopodits. Boraxkarmin. Vergr. 320.

Fig. 50. Längsschnitt durch eine in Häutung begriffene eingestülpte Sinnesborste des Endopodits. Boraxkarmin. Vergr. 180.

Fig. 51. Längsschnitt durch das zweite Basalglied der Ruderantenne mit Nerven der Sinnesborsten. DELAFIELDSches Hämatoxylin, Eosin. Vergr. 44.

Fig. 52. Sagittalschnitt durch das Abdomen mit einem Dorn und einer Sinnesborste. Boraxkarmin, Osmiumsäure, Holzessig. Vergr. 100. *ng*, Netzgerüst.

Der Tentakelapparat von *Dactyletra calcarata*.

Von

Ludwig Cohn

(Greifswald).

Mit Tafel XXIII und einer Figur im Text.

Die Gattung *Dactyletra* Cuv. (= *Xenopus* Wagl.), welche mit *Pipa* zusammen die kleine Unterordnung der *Aglossa* unter den caecidaten Amphibien bildet, weist eine Reihe eigentümlicher Charaktere auf, von denen nicht der unbedeutendste jener Tentakel ist, der sich jederseits unter dem Auge etwa in der Mitte seiner Länge findet. Je nach seiner stärkeren oder geringeren Entwicklung ist er bereits zur Speciesunterscheidung verwertet worden; über seinen Bau, seinen Zusammenhang mit andern Organen, sowie über seine Funktion lagen bisher aber keine Mitteilungen vor. Dem freundlichen Entgegenkommen des Herrn Prof. MÜLLER verdanke ich zwei Exemplare von *Dactyletra calcarata* Buchholz und Peters, aus der hiesigen Sammlung, welche ich anatomisch und histologisch, Dank dem recht guten Erhaltungszustande, in bezug auf den Tentakelapparat untersuchen konnte. Es ergaben sich hierbei Resultate, die auch vergleichend-anatomisch nicht ohne Interesse sind; wenn auch die Funktion des Organs anderseits sich nicht mit Sicherheit aus dem Bau und seinen Beziehungen zu den andern Kopforganen erschließen ließ, so wird doch eine der Wahrscheinlichkeit nicht entbehrende Vermutung nahegelegt.

Die Larve von *Dactyletra calcarata* ist unbekannt, wohl aber ist diejenige der naheverwandten *Dactyletra laevis* (= *Dactyletra capensis*) untersucht und abgebildet, die BEDDARD selbst gezogen hat (BEDDARD 1894). Während diese Larve ihrerseits als eigentümliche Bildung zwei lange, dicht über den Mundwinkeln inserierte Barteln oder Bartfäden trägt, die mit der Metamorphose verschwinden, fehlen ihr

noch die für das erwachsene Tier charakteristischen Tentakel¹. Diese treten aber jedenfalls schon während oder bald nach der Metamorphose auf, denn ein mir vorliegendes ganz junges Exemplar von *Dactyletra calcarata*, das nur 20 mm lang ist gegenüber 54—58 beim erwachsenen Tiere, zeigt sie bereits ganz ausgebildet. Dicht unter dem Auge fand ich den Tentakel bald eingestülpt, bald vorgestreckt; in ersterem Zustand erscheint er als kleine Papille inmitten einer rundlichen Einsenkung. Bei dem Exemplare, das ihn am weitesten vorgestülpt hatte, war er etwa 0,9—1 mm lang. Am ausgestreckten Tentakel läßt sich schon mit bloßem Auge deutlich eine endständige Öffnung konstatieren. Schnittserien durch den entkalkten Kopf ergaben nun das überraschende Resultat, daß das kanalförmige Lumen des Tentakels in kontinuierlichem Zusammenhang mit einem besonderen Divertikel der Nasenhöhle der entsprechenden Seite steht. Um den Tentakelapparat beschreiben zu können, muß ich daher von der Nasenhöhle ausgehen und eine kurze Darstellung der Konfiguration ihrer Haupt- und Nebenhöhlen vorausschicken.

Die äußeren Nasenöffnungen liegen näher der Schnauzenspitze als dem vorderen Augenrande, weit nach außen, doch bereits auf der oberen Seite des Kopfes und nach oben gewendet. Sie sind von einem niedrigen Wulste umgeben, der auf dem Schnitte Fig. 2 mit getroffen ist. Diese Fig. 2, ein schief verlaufener Sagittalschnitt durch den ganzen Kopf, zeigt, daß die Haupthöhle der Nase von einer Erweiterung an, die gleich hinter der äußeren Nasenöffnung zu sehen ist, in fast sich gleich bleibender Weite schief nach unten und hinten zum Gaumen verläuft, um hier mit weiter Choanenöffnung in die Mundhöhle zu münden. Verfolgen wir das Verhältnis der seitlich gelegenen Nebenhöhlen zu diesem dorsoventralen Gange, den ich weiterhin den Hauptraum nenne, nach den in Abständen derselben Querschnittserie entnommenen Schnittzeichnungen auf Fig. 3 bis 7. Auf vergleichend-anatomische Fragen, soweit sie nicht direkt auf den Tentakelapparat Bezug haben, vielmehr die Beziehungen einzelner Teile zum JACOBSONSchen Organ betreffen, gehe ich hier nicht ein, da ich mir bei späterer Gelegenheit darauf zurückzukommen vorbehalte.

Der äußeren Nasenöffnung schließt sich innen unmittelbar ein

¹ BEDDARD nennt jene Barteln »Tentacles«, doch wäre es nicht empfehlenswert, dieses mit dem gleichlautenden deutschen Wort zu übersetzen, da es Anlaß zu Verwechslungen mit dem so benannten und systematisch verwerteten Organ des erwachsenen Frosches geben würde.

kleiner Vorraum an, welcher in seiner unteren Hälfte durch einen vom Boden her vorspringenden Zapfen in zwei Teile getrennt wird. Die auf Fig. 3 rechts liegende Hälfte, die zur internasalen Knorpelscheidewand gewendet ist, geht in den Hauptraum über; links in der Figur, d. h. nach außen, dem Kopfrande zu, erweitert sich der Vorraum in eine Nebenhöhle, von welcher alsbald zwei Gänge sich abzweigen. Bezeichnen wir sie in ihren weiteren Geschieken, wie in den Abbildungen, mit *a* und *b*. Der Raum *b* steigt auf weiter hinten liegenden Schnitten (Fig. 4) erst tief, bis nahe an den Kieferknochen und außen an den Kopfrand, hinab; wenig weiter nach hinten sendet er dann ein Divertikel nach oben zu (Fig. 5), während der untere, am Kiefer gelegene Raum auf diesem Schnitte nicht mehr getroffen wird. Es ist also kein weiter Raum, sondern nur ein schmaler Kanal. Von der in Fig. 5 abgebildeten Stelle verläuft nun der Raum *b* als quergestellter niedriger Spalt rückwärts. Nach innen zu von ihm liegt der ovale Querschnitt des Raumes *a*, der sich, nach einigen unregelmäßigen Aussackungen unmittelbar hinter dem Vorraum, bald auf dieses ovale Lumen begrenzt zeigt¹. Während aber *a* auch weiterhin diese Lumenweite und -Form beibehält, verengert sich alsbald der lichte Raum von *b* bedeutend, was mit weiter unten festgestellten Veränderungen der epithelialen Auskleidung Hand in Hand geht, und so endet endlich *b* als nach hinten zu geschlossener Blindsack. Auf Fig. 7 ist *b* daher nicht mehr zu sehen.

Gang *a* wendet sich hingegen gleich hinter dem blinden Ende von *b* nach außen (indem er erst an dieser Stelle einen später näher bezeichneten Wechsel im Epithel aufweist). Nachdem er nun eine Strecke quer gezogen (Fig. 7) und dem seitlichen Kopfrande bedeutend näher getreten ist, biegt er an einer wenig hinter Fig. 7 liegenden Stelle wieder nach hinten um und verläuft nun parallel der Haut und dicht unter deren Drüsenschicht bzw. der diese nach unten abschließenden Muskellage in der Längsachse des Kopfes direkt nach dem unteren Augenrande und somit dem Tentakel der betreffenden Seite, in welchen er eintritt. Sein Lumen öffnet sich also nach außen durch die an der Tentakelspitze erwähnte Öffnung.

Schon frühzeitig, bevor er noch den Zusammenhang mit *b* und dem Vorraume aufgegeben hat, tritt *a* mit einem weiter gaumenwärts gelegenen, in den Abbildungen mit quadratisch schraffiertem Epithel

¹ Weiter nach der Schnauzenspitze zu, vor dem Nasenloche, reichen beide Hälften des Vorraumes (die zu den Räumen *a* + *b* sowie die zur Haupthöhle führende) noch eine Strecke weit und etwa gleich weit vor.

versehenen Raume in Verbindung. Zwischen den Fig. 4 und 5 liegen Schnitte, welche an der mit x bezeichneten Stelle eine offene Kommunikation zwischen a und diesem Raume zeigen, so daß auf diese Weise der letztere auch mit dem Vorraume in Verbindung steht. Während sich dann der nach außen gelegene Teil des Raumes $a + b$ abteilt und als Gang a rückwärts zieht, gelangt dadurch der quadratisch schraffierte Raum zu einer unmittelbaren Verbindung mit dem Hauptraume der Nase. Da diese Verbindung des quadrierten Raumes mit dem Hauptnasenraum zuerst mit dem Vorraume zusammenhängt, und dann durch einen großen Teil der Serie immer wieder getroffen wird, so haben wir es also mit einem langen seitlichen Spalt in der Wand des Vor- und Hauptraumes zu tun, mit welchem successive a und der quadrierte Raum in Verbindung treten.

Der quadrierte Raum besteht aus zwei Abteilungen. Am weitesten nach vorn, nach der Schnauzenspitze, reicht der auf Fig. 5 außen gelegene Teil, den wir auch schon in Fig. 4 kurz vor seinem blinden Ende angeschnitten sehen. Erst an der Stelle, wo dieser vordere Sack mit dem Raume $a + b$ in Verbindung tritt (zwischen Fig. 4 und 5), schiebt er medianwärts (nach der Knorpelscheidewand zu) einen kleineren Divertikel, der aber bereits in Fig. 6 (rechts) zu Ende geht. In Fig. 7 endlich ist auch der äußere Teil des quadrierten Raumes verschwunden, und wir sehen, daß hinter ihm (also noch entfernter von der Schnauzenspitze und näher zur Choane) sich in den Hauptnasenraum noch ein weiterer Nebensack öffnet, der bereits in Fig. 6 nach außen zu vom quadrierten Raume angeschnitten war. Bald nach Einmündung dieses letzten Nebenraumes, der dicht über dem Gaumendache liegt, öffnet sich der Hauptnasenraum durch die Choane in die Mundhöhle.

Wir haben also im ganzen als seitliche Ausbuchtungen des Vor- bzw. Hauptraumes der Nase drei verschiedene Hohlräume festgestellt: 1) die beiden gemeinsam vom Vorraum abgehenden (und auch in bezug aufs Epithel gleichen) gangartigen Räume a und b , von denen a bis zum Tentakel zieht, während b als rückwärts gewendeter Blindsack endet; 2) die quadriert umrandete Höhle, die ihrerseits mit a kommuniziert und ein kleineres, medial gerichtetes Divertikel bildet; 3) den basal gelegenen Schlauch, der zunächst der Choane ausmündet.

Medianwärts von dem quadriert umrandeten Raum liegt, wie die Abbildungen zeigen, eine mächtige Drüsenmasse. Sie besteht aus langen, verzweigten Schläuchen; da das Epithel derselben recht hoch ist, erscheint ihr Lumen nur relativ eng. Es ist die Nasendrüse. Sie

bildet ein Dreieck etwa, das mit einem Winkel nach vorn gerichtet ist. Weiter vorn auf die Umgebung des quadrierten Raumes beschränkt, greift die Drüsenmasse desto mehr nach der Nasensecheidewand medialwärts über, je weiter die Querschnitte sich nach hinten zu (von der Schnauze aus) entfernen. Auf Schnitten, die noch nach Fig. 7 folgen, erreicht die Drüsenmasse ganz die Nasensecheidewand, deren unterem Teil sie dicht angelagert erscheint. Von der Gaumendrüse, auf die ich später noch zurückkomme, ist sie dann nur noch durch die Basis der Scheidewand, die hier durchtretenden Blutgefäße sowie den Ramus palatinus des Quintasnerven getrennt, der mit den Blutgefäßen zum Gaumen zieht. Wenn auch der äußere Teil der Nasendrüse hierauf auf Schnitten bald verschwindet, reicht der mediale an der Nasensecheidewand so weit nach hinten, daß er erst weit hinter den Choanen, dicht vor der Stelle, wo der Nervus olfactorius aus der Schädelhöhle austritt, und somit auf der durch die Mitten beider Augen gelegten Linie verschwindet.

Wenn auch die ganze Drüsenmasse ein kompaktes Ganzes zu bilden scheint, so dient sie doch einer doppelten Funktion und besteht aus zwei Teilen, die wohl auch ein verschiedenes Sekret liefern, obgleich ich keinen Unterschied im Epithel wahrnehmen konnte. Zu dieser Annahme führt der Befund, daß das Drüsenfeld jeder Nasenseite zwei verschiedene, weit voneinander ausmündende Ausführungsgänge hat, von denen, wie weiter folgt, der eine jedenfalls eine spezielle Anpassung an besondere Verhältnisse bedeutet. Der erste Ausführungsgang ist auf dem Schnitt Fig. 2 getroffen und zwar wenig vor seiner Ausmündungsstelle. Im nächsten Schnitt mündet er in den quadriert umrandeten Raum, und zwar dicht bei der Stelle, wo der letztere sich nach dem Hauptnasenraume öffnet. Der zweite Ausführungsgang des Drüsenfeldes hingegen liegt viel weiter nach vorn. Er steigt schief nach vorn und oben zur Stirnseite des Kopfes auf und mündet auf der in den Vorraum einspringenden Leiste, die in Fig. 3 im Schnitt als Zapfen im Vorraum zu sehen ist — also gerade vis-à-vis der äußeren Nasenöffnung. Daß beide Gänge aus dem Drüsenfeld kommen, ist zweifellos; ich konnte sie bis da hinein verfolgen; auch läßt sich ein Verhalten, wie ich es soeben schilderte, gut mit der später versuchten Deutung der Funktion des Tentakelapparats vereinigen.

Nur ein Teil der verschiedenen Hohlräume nun, welche jederseits zu jeder Nase gehören, dient der Geruchsfunktion. Ich versuche die Deutung der einzelnen Räume auf Grund ihrer Epithelverhältnisse,

der Pigmentverteilung sowie der Ausbreitung des Nervus olfactorius. In den Abbildungen selbst konnte ich, wenn ich den Maßstab nicht allzugroß wählen wollte, die einzelnen verschiedenen Epithelien nicht zeichnerisch differenzieren. Ich gebe daher in den Fig. 8, 9 und 10 drei Epithelzeichnungen, den in den andern Abbildungen in derselben Reihenfolge die schematischen Darstellungen — quadrierte Umrandung, horizontal schraffierte Umrandung und radiäre Strichelung entsprechen. Als weiße Doppelkontur stellte ich das Epithel der äußeren Körperbedeckung sowie die Teile der inneren Epithelauskleidung dar, welche den gleichen Charakter eines einfachen vielschichtigen Epithels tragen. Als dicke schwarze Linie (z. B. Fig. 5 und 6) ist ein mehrschichtiges Epithel angedeutet, das aus wenigen unteren Lagen flacherer Zellen und einer äußeren Grenzlage etwa kubischer oder sehr wenig zylindrischer Zellen besteht.

Es kann nun keinem Zweifel unterliegen, daß wir es in Fig. 8 (dem quadriert eingezeichneten Epithel) mit einem echten Sinnesepithel zu tun haben. Ebenso ist auch Epithel Fig. 10 ein Sinnesepithel. Der Zeichnung, welche dieses den Hauptraum auf dem größten Teil seiner Circumferenz auskleidende Epithel darstellt, ist zwar seine Natur als Sinnesepithel nicht sicher anzusehen. Wenn wir aber berücksichtigen, daß erstens die Hauptnasenhöhle durch den dorsalen Olfactoriusstrang (siehe unten) innerviert wird, daß zweitens gerade innerhalb dieses Epithels — und zwar nur innerhalb desselben — die typischen kolbenförmigen Drüsen ausmünden, welche man mit den auf das Riechfeld beschränkten BOWMANSchen Drüsen identifiziert, dann kann kaum ein Zweifel darüber bestehen, daß wir es in Fig. 10 mit einem Sinnesepithel zu tun haben, das wohl nur infolge ungentügenden Erhaltungszustandes die Flimmerung seiner Zellen verloren hat.

Anders ist es bei Fig. 9 (horizontal schraffierte Umrandung). Hier haben wir ein einfaches Schleimepithel vor uns. Die betreffenden Räume, *a*, *b* und der ventralste Schlauch, stehen auch nicht mit dem Olfactorius in Verbindung; sie scheinen vielmehr von dem mächtig entwickelten Ramus maxillaris sup. des Trigeminus innerviert zu werden. Ich glaube dessen sicher zu sein, obgleich ja die Verfolgung feiner Nervenästchen oder gar des Herantrittes der Endzweige an die einzelnen Sinneszellen an dem alten Spiritusmaterial natürlich unmöglich war.

Die Verteilung der einzelnen Epithelarten ist aus den Abbildungen ersichtlich. Durch die äußere Nasenöffnung schlägt sich das einfache Epithel der Körperoberfläche weit hinein (Fig. 3) und kleidet den ganzen Vorraum aus, der somit einen rein zuleitenden Abschnitt

der Nase bildet. Der Hauptnasenraum ist in dem Hauptteil seiner Länge mit dem Epithel Fig. 10 ausgekleidet, während die früher erwähnte laterale Spalte, in welche die Nebenhöhlen einmünden, das einfache, mehrschichtige Epithel trägt, das wir auch in den Zuführungsgängen der Nebenhöhlen finden. In den Räumen $a + b$ sind in bezug auf das Epithel zwei Regionen zu unterscheiden. Der gemeinsame, vom Vorraum abgehende Raum $a + b$, sowie die Anfangsteile beider Röhren (darunter auch der nach dem Kiefferrande herunterreichende Divertikel von b) sind mit dem Epithel Fig. 9, also einem Schleimhautepithel, ausgekleidet. Während aber schon in Fig. 5 die verengten Zipfel der Spalte, zu der b hier geworden ist, ein einfaches Oberflächenepithel tragen, sehen wir in Fig. 6, daß es hier schon den ganzen oberen Rand und die Seitenteile bedeckt, so daß nur noch die Mitte des Unterrandes das Epithel Fig. 9 aufweist. Der blinde Endabschnitt des Sackes endlich ist ganz von dem einfachen Plattenepithel ausgekleidet. Es sind das Verhältnisse, die für die vergleichend-anatomische Deutung, wie wir später sehen werden, nicht ohne Belang sind, da sie auf die Entwicklungsgeschichte des Tentakelapparates etwas Licht zu werfen geeignet sind.

Und dasselbe Plattenepithel sehen wir auftreten und dasjenige (Fig. 9) ablösen, sowie die ovale weite Anfangshöhle von a zu Ende geht und a sich nunmehr als enger, runder Gang (Fig. 7) nach außen und somit dem Tentakel zuwendet. In diesem Gange bleibt es bis zur Ausmündung auf der Tentakelspitze, wo es dann in das Epithel der äußeren Körperbedeckung sich kontinuierlich fortsetzt. Die Wandung des Kanals a hat dabei einen recht komplizierten Bau. Nach außen vom Epithel folgt eine dünne Muskellage, welche vorwiegend aus Ringfasern zu bestehen scheint; doch scheinen auch schief verlaufende Fasern darin vorzukommen. Dann folgt eine breite bindegewebige Schicht mit elastischen Fasern und hohen, schmalen, einzeln eingelagerten Zellen; diese Schicht ist es, die dem Kanal auf Schnitten sein charakteristisches Aussehen gibt. Außerhalb liegt dann noch eine kräftige Ringmuskulatur. Mit dieser Schichtung seiner Wandung zieht der Kanal bis in den Tentakel hinein, und erst an dessen Spitze verschwindet die Bindegewebsschicht. Neben dem Kanal treten die (unter der Drüsenlage der Haut verlaufenden) Hautmuskeln in den Tentakel ein und würden wohl die Rückziehung desselben zu besorgen haben, während die Ausstülpung durch die Aktion der Ringmuskulatur bewirkt werden könnte. Dieselbe Ringmuskulatur wäre es auch, welche die weiter unten erwähnte Fortbewegung

des Sekretes im Kanal und durch den Tentakel hindurch besorgen würde.

Das quadrierte Epithel (Fig. 8) ist auf den mittleren Nebenraum und dessen mediale kleine Aussackung beschränkt. Es muß hier eine spezifische, von der Geruchsperception durch das Epithel der Hauptnasenhöhle abweichende Funktion vorliegen.

Von Interesse ist das Verhalten des Pigments in der Umgebung der einzelnen Höhlen; es kann auch, meines Erachtens, mit zur Charakterisierung einzelner Teile der Nasenhöhlenwandung als percipierender, sensorieller Teile herangezogen werden, und die nach diesem Prinzip versuchte Lokalisierung sensorieller Funktion deckt sich mit jener, die ich nach der Verbreitung des Olfactorius, dem Aussehen der Epithelien, dem Vorkommen der BOWMANschen Drüsen oben skizzierte. Daß die Pigmentierung im allgemeinen in irgend einem Zusammenhange mit der Funktion der vom Olfactorius abhängigen Sinnesepithelien steht, ist anzunehmen. Ich verweise hier nur auf die Angabe von OGLE (Med. Chir. Transact. 1870, vol. LIII), nach welcher die Pigmentierung der Riechschleimhaut bei osmatischen Säugetieren am dunkelsten bei denen ist, deren Riechvermögen am stärksten ausgebildet erscheint. Hierher würde auch die mehrfach gemachte Beobachtung gehören, daß beim Menschen z. B. Albinismus mit Anosmie vergesellschaftet auftritt. Verschiedenes Verhalten der Pigmentierung in der Umgebung der einzelnen Nasenhöhlen der *Dactyletra calcarata* wäre mithin als Kriterium für deren Funktion nicht ganz bedeutungslos.

Sehr starke Pigmentierung tritt nun um die quadrierten Höhlen der *Dactyletra calcarata* auf. Ihrem Epithel sind unten große, stark verzweigte und ein fast kontinuierliches Lager bildende Pigmentzellen angelagert. Schöne sternförmige Pigmentzellen umgeben auch den Hauptraum, an dessen Epithel sie auch nahe herantreten. Um die andern, nur mit Schleimepithel bzw. mit flachem Epithel ausgekleideten Räume hingegen finden sich nur unregelmäßige Pigmentschollen im umgebenden Bindegewebe, die sich in nichts von jenen unterscheiden, welche überall das Bindegewebe im Kopfe mehr oder weniger stark durchsetzen.

Über die Innervation der Nase konnte ich, wie bereits gesagt und aus dem Charakter des mir zur Verfügung stehenden Materials folgt, nur die hauptsächlichsten Beziehungen feststellen, nicht den Zusammenhang der Nerven mit interepithelialen Sinneszellen.

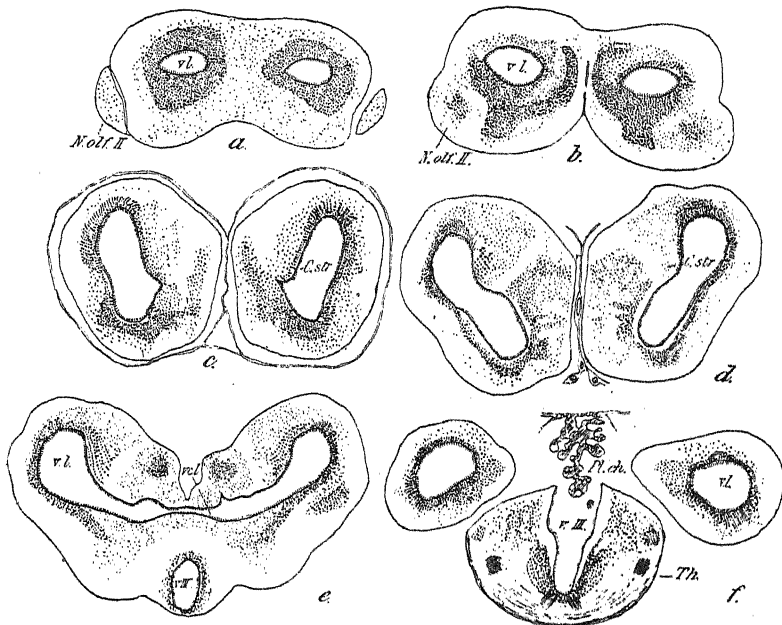
Jeder der beiden Nervi olfactorii geht, wie überall, mit zwei

Wurzeln, deren Ansatzstellen hier recht weit voneinander entfernt sind, vom zentralen Organe ab. Die hintere Wurzel senkt sich in den Lobus olfactorius erst weit hinter dem vorderen Ende der Seitenventrikel ein, wie die beigelegten Abbildungen der Textfigur zeigen. Die vorderen Wurzeln hingegen inserieren sich auf der vordersten Kuppe. Auch bei *Rana esculenta* bilden ja die Fasern der beiderseitigen Olfactorii ein unregelmäßiges Geflecht, da zahlreiche Fasern aus dem Olfactorius der einen Seite nach dem der andern hinüberkreuzen; immerhin aber behalten dort auf Querschnitten durch die betreffende Stelle beide Olfactoriusfelder (die also den Abgängen der beiden vorderen Wurzeln entsprechen) eine gewisse Selbständigkeit im Bilde. Vergleiche von Querschnitten zeigten mir, daß die Verflechtung der Fasern bei *Dactyletra calcarata* viel weiter geht. Als bald nach dem Auftreffen der Fasern der beiden vorderen Olfactoriuswurzeln auf die schmale Spitze des Lobus olfactorius gehen die Fasern zum größeren Teile die engste Durchflechtung ein, so daß die Entstehung der ganzen Fasermasse aus zwei Teilen hauptsächlich nur aus den seicht einschneidenden Sulci longitudinales zu erkennen ist. Der Ventrikel reicht bei *Dactyletra calcarata* sehr weit nach vorn und zeigt (im Gegensatz zu *Rana esculenta*) ein quergestelltes ovales Lumen. Es wäre für die Funktion immerhin beachtenswert, daß die vorderen Wurzeln eine starke beiderseitige Kreuzung durchmachen, während die hinteren gesondert ins Gehirn treten, wenn sie auch später im Innern eine teilweise Kreuzung erfahren mögen. Dabei scheinen, so weit das an dem alten Material zu konstatieren war, beiden Wurzeln auch verschiedene Teile der Nase zur Innervation zugewiesen zu sein.

Die nebenstehend abgebildeten Schnitte durch das Vorderhirn zeigen in *a* und *b* die Insertion der hinteren Olfactoriuswurzel. In Fig. *b*, wo die letztere endlich mit dem Zentralorgan verschmilzt, tritt seitlich jederseits eine Anhäufung von Ganglienzellen auf, die zu diesen Wurzeln gehört, während auch die um den Ventrikel angehäuften Ganglienzellen an dieser Stelle sich hauptsächlich an der unteren Circumferenz ansammeln. In Fig. *c* und *d* sehen wir das Auftreten und die Größenzunahme des Corpus striatum, indes die Sulci longitudinales endlich auch so weit einschneiden, daß die beiden Hemisphären voneinander getrennt erscheinen. Auffallend ist die deutlich radiäre Schichtung der Ganglienzellen am oberen Ventrikelrand. In Fig. *e* treten beide Seitenventrikel im Ventriculus communis zusammen, der nächste Schnitt zeigt das Foramen monroi.

Unten auf Fig. *e* ist bereits der dritte Ventrikel angeschnitten; zwei Schnitte vorher war die Lamina terminalis getroffen. Die hinteren Enden der Hemisphären reichen weit über den dritten Ventrikel rückwärts, weiter als bei *Rana temporaria*.

Der Olfactorius verläßt die Schädelhöhle also in zwei Ästen, dem stärkeren vorderen und ventralen und dem dünneren hinteren und dorsalen. Beide verlaufen anfangs eine Strecke nebeneinander nach vorn zu. Dicht neben ihnen und wenig dorsomedial zieht der Ramus



Textfig. a—f.

Schnitte durch das Vorderhirn von *Dactyletra calcarata*, von vorn nach hinten einer Querschnittserie entnommen. *C.str.*, Corpus striatum; *Nolf. II*, hintere Wurzel des Olfactorius; *Pl.ch.*, Plexus chorioideus; *v.l.*, Ventriculus lateralis des Vorderhirns; *v.c.l.*, Ventriculus communis; *v. III*, Ventrikel III des Zwischenhirns; *Th.*, Thalamus.

palatinus des Quintusnerven. Der dorsale Olfactoriusast zerfällt zuerst in eine größere Anzahl dünnerer Nerven, die, im Halbkreise um den medialen Rand des Hauptnasenraumes angeordnet, an diesem entlang ziehen, sein Epithel innervierend. Der ventrale Stamm verläuft, nachdem er einen kräftigen Ast in das Nasendrüsensfeld abgegeben hat, parallel dem Gaumendache nach vorn und spaltet sich bald in zwei Äste, die gemeinsam die Choane außen umbiegen und direkt auf den quadrierten Raum zu verlaufen, dessen Wandung sie zuletzt stark umflechten. Nach den horizontal schraffierten Räumen

scheinen keine Zweige des Olfactorius zu gelangen, so daß sie, wie ich schon früher ausführte, keine olfactorische Funktion besitzen.

Über das Verhältnis des Tentakels zum unteren Augenrande gibt Fig. 1 Aufschluß, die einen Teil eines Längsschnittes durch den Kopf wiedergibt. Der Tentakel liegt dicht unter der Falte des unteren Augenlides. In der Tiefe der Augenlidfalte liegt die Mündung der HARDERSchen Drüse, etwa in der Mitte ihrer Länge. Der Ausführungsgang ist sehr lang, da der Drüsenkörper selbst, ein etwa dreieckiger Komplex schmaler Schläuche mit kubischem Epithel, in der vorderen inneren Ecke der Orbitalhöhle hinter dem Augapfel zu liegen kommt¹.

Zum Schluß wären bei dem Nasenapparat noch Sinnesknospen zu erwähnen, die sich in der Hauptnasenhöhle, doch nur an der Grenze von Sinnesepithel und einfachem Schleimhautepithel, vorfinden. Es sind typische Sinnesknospen von bauchiger Form mit meridional gekrümmten langen, schmalen Zellen, deren Kern basalständig ist, wie wir sie in der Nase der Fische, im Integument der Amphibien (bei *Dactyletra calcarata* in den schön entwickelten Seitenlinien der Hautsinnesorgane) finden. Sie liegen in der Hauptnasenhöhle dort, wo ich sie in Fig. 5 und 6 angedeutet habe. Ein Ring solcher Sinnesknospen liegt um die Hauptnasenhöhle nur bei deren Eingang an der Grenze des Vorraumes. Weiterhin bilden sie eine Linie, die meist nur eine Knospe stark ist, in kurzen Abständen aufeinander folgend bis zur Mündung des untersten Sackes nahe der Choane. Verstärkt treten sie in dieser Linie nur auf der Höhe auf, wo sich der Zugang zu der quadrierten Höhle öffnet; hier findet man auf demselben Querschnitt zwei und auch drei solcher Knospen nebeneinander. Es sind jedenfalls taktile Elemente, die am Eingang aus dem Vorraum zur Haupthöhle und dann wieder am Eingang in die quadrierte Höhle Wache stehen. Ein Unterschied zwischen ihnen und den Sinnesknospen in den Sinneslinien der äußeren Haut findet sich nur darin, daß sie in der Nase auf einer Höhe mit dem übrigen Epithel

¹ Bemerkenswert ist am Auge der *Dactyletra calcarata* bei der geringen absoluten Größe desselben die relativ bedeutende Größe der Linse. Ein Medianschnitt durch das Auge ergibt folgende Maße:

| | |
|---|----------|
| Durchmesser des Auges von vorn nach hinten (von der Cornea bis zum hinteren Retinarand) | 1,12 mm |
| Linse Querdurchmesser | 0,96 mm |
| Tiefendurchmesser | 0,81 mm. |

Die Linse stellt also ein so großes abgeflachtes Oval dar, daß sie fast die ganze Augenhöhle ausfüllt. Der Glaskörper ist auf ein sehr geringes Maß beschränkt.

liegen, während die auf der äußeren Haut, wohl der exponierten Lage wegen, etwas eingesenkt erscheinen.

Eine Zwischenkieferdrüse kommt bei *Dactyletra calcarata* nicht vor. Bis an die äußerste Schnauzenspitze fand ich immer nur die gleichen Drüsen, welche auch sonst der Haut eigen sind. Die Drüsen sind hier auch weder größer, noch dichter gehäuft.

Mächtig entwickelt ist hingegen eine Gaumendrüse. Sie beginnt etwas vor den vorderen Choanenrändern und zieht am Gaumendach als breite Platte, die fast die ganze Breite des interchoanaln Raumes einnimmt, nach hinten, um erst hinter der Linie, welche die Mitte beider Augen verbindet, aufzuhören. Sie besteht aus einer rechten und einer linken Hälfte, die dicht nebeneinander liegen. Sie ist unter der Nasensecheidewand in das Bindegewebe des Gaumens eingebettet und stößt beiderseits, wie bereits erwähnt, fast mit den Nasendrüsen zusammen, von denen sie sich aber histologisch durch das hohe, schmale Zylinderepithel ihrer Drüsenschläuche deutlich unterscheidet. Der Funktion nach ist es wohl eine einfache Schleimdrüse. Da der *Dactyletra calcarata* mit dem Fehlen der Zunge auch jede Drüsenbildung am Mundhöhlenboden abgeht, so wird das Sekret dieser Schleimdrüse wohl die Funktion der Zungendrüsen zu ersetzen haben — vielleicht gemeinsam mit jenem untersten, ventralen Nebensacke der Nase, der dicht an der Choane ausmündet und dessen Sekret wohl der Mundhöhle, nicht aber mehr der Nase zugute kommen kann. Jede Hälfte der Gaumendrüse bildet für sich einen einzigen, starken Ausführungsgang, der weit hinten am Gaumen, am Ende des Gaumendrüsensfeldes, ausmündet. Nur wenige Schläuche ziehen nach hinten noch über diese Mündung hinaus.

Das Gaumendach weist zahlreiche Sinnesknospen auf, welche wohl von dem hier sich auflösenden Ramus palatinus versorgt werden. Im Gegensatz zu den stark pigmentierten Nasendrüsensfeldern entbehrt die Gaumendrüse ganz der Pigmentzellen.

Die Blutkörperchen von *Dactyletra calcarata* sind 0,015 mm lang und 0,009 mm breit. Die gelegentlich angestellte Messung veranlaßte mich zur Durchsicht der Zahlenangaben und Schlußfolgerungen, welche HOFFMANN S. 503 seiner Bearbeitung der Amphibien in BRONNS Klassen und Ordnungen des Tierreichs mitteilt. Er folgert aus seiner Liste, daß 1) die Proteiden die breitesten Blutkörperchen haben und darunter *Amphiuma* die breitesten; 2) daß die Frösche und Kröten

die schmalsten haben und einige Bufonen die allerschmalsten; 3) daß die Blutkörperchen der Urodelen viel breiter sind, als die der Anuren.

Diese Schlußfolgerungen stimmen aber doch nicht überall mit den angegebenen Messungen überein; während wir unter den Anuren bei Fröschen mit 17μ schon die höchste, bei Bufonen mit 5μ die kleinste Blutkörperbreite sehen, steht anderseits, im Gegensatz zu den andern Urodelen, *Triton cristatus* mit nur 8μ in der Mitte zwischen ihnen. Ich glaube, daß, wenn auch die Fragestellung, nämlich die Annahme einer Beziehung zwischen Blutkörperchenform und systematischer Stellung, berechtigt ist, diese Frage im speziellen nicht recht zweckmäßig gestellt ist. Wir müssen nicht die absolute Breite der Blutkörperchen berücksichtigen, sondern die relative, d. h. das Verhältnis derselben zur Länge des Blutkörperchens oder seine mehr oder weniger ausgebildete Schlankheit. Ein sehr großes, absolut sehr breites Blutkörperchen kann dabei dennoch ovaler, schlanker sein, als eines mit kleinerem Querdurchmesser.

Ich berechne daher in den nachfolgenden Zahlenreihen aus den Messungen, die HOFFMANN anführt (unter Zusatz von *Dactyletra calcarata* und *Discoglossus pictus*), dieses Breitenverhältnis, indem ich die Breite im Verhältnis zur Länge mit 1 setze.

| | | | |
|--|----------|---------------------------------------|----------|
| <i>Proteus anguineus</i> | 1,3 : 1 | <i>Rana esculenta</i> | 1,5 : 1 |
| <i>Triton Bibronii</i> | 1,3 : 1 | » <i>temporaria</i> | 1,63 : 1 |
| <i>Cryptobranchius japonicus</i> | 1,35 : 1 | » » <i>larva</i> | 1,6 : 1 |
| <i>Triton cristatus</i> | 1,69 : 1 | <i>Discoglossus pictus</i> | 1,7 : 1 |
| <i>Siredon Humboldtii</i> | 1,73 : 1 | <i>Dactyletra calcarata</i> | 1,66 : 1 |
| <i>Amphiuma tridactylum</i> | 1,75 : 1 | <i>Bufo vulgaris</i> | 1,77 : 1 |
| <i>Menopoma alleghaniense</i> | 1,76 : 1 | » <i>calamita</i> | 3,7 : 1 |
| <i>Siren lacertina</i> | 1,8 : 1 | » <i>viridis</i> | 3,7 : 1 |
| <i>Lissotriton punctatus</i> | 2,1 : 1 | <i>Bombinator igneus</i> | 3,7 : 1 |

Da fällt gleich die übergroße Schlankheit der Bufonenblutkörperchen, die mit 5μ auch die geringste Breite haben, auf. Seltsam berühren muß daneben das plumpe Blutkörperchen von *Bufo vulgaris*, das sich kaum über *Discoglossus pictus* erhebt. Wenn hier kein Messungsfehler vorliegt, so könnte man darin doch einen systematisch vielleicht beachtenswerten Fingerzeig sehen.

Anderseits wird die Incongruenz, welche ich weiter oben in bezug auf *Triton cristatus* anführte, durch diese Berechnung der Verhältniszahlen beseitigt. Trotz ihres sehr geringen Querdurchmessers besitzen die Blutkörperchen desselben doch auch nicht

annähernd die Schlankheit derer der Bufonen. Obgleich sie schmaler sind als die von *Bufo vulgaris* ($8:13,5 \mu$), so bleiben sie doch im ganzen runder.

Wenn einige der Urodelen relativ sehr schlanke Blutkörperchen besitzen, so wäre hierbei zu berücksichtigen, daß wir es doch zum Teil wenigstens sicher mit eigentlich höher stehenden Formen zu tun haben, die nur sekundär auf einem larvalen Stadium wieder stehen geblieben sind. Dementsprechend müßte die Verhältniszahl für den Axolotl, die mir nicht zur Verfügung steht, relativ hoch sein. Finden wir doch, als leider einzige Angabe, welche eine Larve betrifft, bei *Rana temporaria* die Blutkörperchen des metamorphosierten Frosches schlanker, als die der Larve.

Die einstweilen vorliegende Zahlenreihe ist noch zu klein, als daß sich weitere Gesichtspunkte ihr mit Sicherheit entnehmen ließen. Es müßten verschiedene Gruppen untereinander nahe verwandter Formen daraufhin untersucht werden, woraus sich, meines Erachtens, eine systematische Bedeutung der Blutkörperform ergeben könnte.

Die Bildungen, welche zum Vergleiche mit dem Tentakelapparate der *Dactyletra calcarata* herangezogen werden können, sind der Zahl nach sehr beschränkt; über die Tentakelbildungen der übrigen Dactyletren, welche wohl nur im Detail abweichen mögen, ist nichts bekannt. In der Hauptsache handelt es sich nur um die Tentakel der Cöcilien (Blindwühlen). Ich kann mich bei diesem Vergleiche auf die Untersuchungen der Gebrüder SARASIN (1890) über *Ichthyophis glutinosa*, sowie auf die Arbeit von GREEF (1884) über *Siphonops thomensis* beschränken, die sich in der Hauptsache mit WIEDERSHEIMS Ergebnissen (1879) deckt; die älteren Autoren gaben teils nur äußere Beschreibungen, teils, wie z. B. LEYDIG (1868), haben sie den Zusammenhang der einzelnen Teile des Naso-Tentakelapparates nur unvollkommen erkannt, da die rein präparierende Methode hier unzulänglich war, und erst mit Hilfe von Schnittserien ein Einblick in die vorliegenden Verhältnisse möglich wurde.

Auf die genauere Homologisierung der einzelnen Höhlungen der Nase will ich hier, wie bereits gesagt, nicht eingehen, da ich es seinerzeit gelegentlich einer Mitteilung über das JACOBSONSche Organ der Amnioten tun werde. Ich weise hier nur auf die Beziehungen der Nasenhöhlen bei *Dactyletra calcarata* und *Ichthyophis* kurz hin.

Die Ähnlichkeit des Sagittalschnittes auf Fig. 27, Taf. XVII der SARASINSchen Arbeit mit meiner entsprechenden Abbildung ist deutlich; die Nebenhöhlen auch, welche SARASIN angeben, finden sich alle bei *Dactyletra* wieder. Ich stelle die Bezeichnungen SARASINS für dieselben mit den meinen zusammen:

| <i>Ichthyophis glutinosa.</i> | <i>Dactyletra calcarata.</i> |
|-----------------------------------|------------------------------------|
| Geruchssack. | Hauptraum der Nase. |
| Laterale Bucht des Geruchssackes. | Der Nebenraum $a + b$. |
| JACOBSONSches Organ. | Der mittlere quadrierte Nebenraum. |
| Choanenschleimbeutel. | Der ventrale Nebenraum. |

Schwerer ist es, die einzelnen Teile der Tentakelapparate aufeinander zu beziehen, obgleich beide homologe Bildungen sind. Gegen diese Homologie spricht durchaus nicht ihre grundverschiedene Lage: bei *Ichthyophis glutinosa* am Schnauzenrande, bei *Dactyletra* am Augenlide. Erstens sehen wir, daß das dem Tentakel von *Ichthyophis* gleichwertige Organ bei *Siphonops thomensis* bereits näher dem Auge gelegen ist, wie denn unter den Cöcilien der Tentakel sehr verschieden auf der Auge und Schnauzenspitze verbindenden Linie gelegen ist. Zweitens stellen ja die Gebrüder SARASIN auf Grund entwicklungsgeschichtlicher Studien fest, daß auch bei *Ichthyophis glutinosa*, bei welcher ein extremer Fall der Schnauzenständigkeit des Tentakels vorliegt, der letzte ontogenetisch zuerst am Auge auftritt und sich erst während der weiteren Entwicklung allmählich nach der Kopfspitze zu verschiebt. *Dactyletra* zeigt also in dieser Hinsicht ein älteres Verhalten. Von einem gemeinsamen Ausgangspunkt haben sich aber dann, wie ich des weiteren nachzuweisen suche, die Tentakelapparate der Cöcilien und der *Dactyletra* in der Phylogenese divergierend entwickelt, so daß uns heute zwei verschiedene Typen gegenüberstehen, die sich wie morphologisch, so auch in bezug auf die Funktion recht weit voneinander entfernt haben.

Ein fundamentaler Unterschied ist schon darin gegeben, daß der Tentakel bei Cöcilien ein solider Zapfen, bei *Dactyletra* ein durchbohrtes Rohr ist, daß sich dementsprechend bei Cöcilien ein Tentakelsack und ein besonderer Retractor ausbildeten, während der Tentakel der *Dactyletra* sich etwa ebenso, wie der Cirrhus eines Plathelminthen, ein- und ausstülpt; die Ringmuskulatur des Tentakelschlauches würde hierbei die meridionalen Fasern des Cirrhusbeutels ersetzen und durch fortschreitende Kontraktion von hinten nach vorn

den Tentakel vorstülpen, während die Hautmuskulatur die Rückziehung besorgt. Durch diese verschiedene Form der Tentakel ist zugleich auch ein zweiter Unterschied gegeben: die Divergenz in der Funktion. Wenn ein solides Organ als Fühltentakel, als Taster dient, wie von SARASIN durch Beobachtung am lebenden Tier festgestellt wurde, so muß ein durchbohrtes Organ, ein Schlauch, eine ableitende Tätigkeit haben, irgend einem Sekret Abfluß gewähren. Bei *Ichthyophis glutinosa* nehmen die Autoren daher mit Recht an, daß das in den Tentakelsack abgeschiedene Drüsensekret nur zur Feuchthaltung des empfindlichen, unmittelbar mit der Erde in Berührung kommenden Tentakels dient, daß es auf einen Abfluß längs desselben zu anderm Zwecke nicht ankommt, — während bei *Dactyletra* das in das Lumen des Tentakels gelangende Drüsensekret nicht im Eigendienste des Tierkörpers an dieser Stelle verbraucht, sondern einer außen liegenden Verwendungsstelle zugeführt werden muß. So hätte in diesen beiden extremen Fällen, welche durch diese Arten repräsentiert werden, jede Ähnlichkeit in der Funktion der Organe sich verloren; das beiden Gemeinsame ist nur die Verbindung des Tentakels mit einem hier ausfließenden Drüsensekret, — und da ist es interessant zu konstatieren, wie wir in *Siphonops thomensis* ein Mittelglied finden, das als Übergang zwischen beiden gelten kann.

Hier ist der Tentakel seiner Länge und seiner Lage nach zu einer Tastfunktion ungeeignet, während er anderseits einen soliden Zapfen bildet, nicht durchbohrt ist. Dabei wird aber in den Tentakelsack bereits das reichliche Sekret jener großen Intraorbitaldrüse (HARDERSche Drüse) ergossen, die auch bei *Ichthyophis* dahin gelangt. GREEF nimmt an, daß das Sekret nach einem etwas komplizierten Vorgang aus der Öffnung herausgeschleudert wird, während der Tentakel hierbei als Verschuß dient, bis der Druck die nötige Höhe erreicht hat; ob nun das ausfließende Sekret zur Vergiftung einer vorher zugefügten Bißwunde des Beutetieres oder zur Abwehr gegenüber einem Angreifer als fortgeschleudeter Strahl dient, — jedenfalls fließt es hier nach außen ab, um erst draußen Verwendung zu finden, so daß also *Siphonops* in der Mitte zwischen beiden genannten extremen Fällen steht. An *Ichthyophis* erinnert er durch den soliden Zapfen des Tentakels sowie durch dessen Verbindung mit der HARDERSchen Drüse, besitzt aber keine Tastfunktion des Tentakels; die Beförderung des Sekretes nach außen hingegen deutet nach *Dactyletra* hinüber. Der gemeinsame Ausgangspunkt wäre also in einem drüsigen Organ

zu suchen, das aber an dieser Stelle weder mit einem Ausflußtentakel, noch mit einem Fühltentakel verbunden wäre¹.

Entsprechend dem zur Verfügung des Tentakels stehenden Drüsenmaterial ist die Drüse, welche in beiden Fällen den Tentakelapparat versorgt, bei Cöcilien und *Dactyletra* eine ganz andre. *Ichthyophis* und *Siphonops* sind blind. Ihre rudimentären, versteckten Augen brauchen das Sekret der HARDERSchen Drüse nicht mehr, und diese kann nunmehr, unter Änderung ihrer Funktion, ihr Sekret in den Tentakelsack entleeren. Sie hat sich dieser neuen Funktion entsprechend sogar, trotz der Rudimentierung des Auges, überaus stark entwickelt, da der Tentakel große Flüssigkeitsmengen braucht, entweder zur Bspülung, oder aber, wenn er bei *Siphonops* ein Spritzorgan sein sollte, zur spontanen Lieferung einer größeren Giftmenge. Auch ein untätig gewordener Augenmuskel ist ja als Retractor in den Dienst des Tentakelapparates (siehe GREEF) getreten. *Dactyletra* dagegen hat ihre Augendrüse noch heute zum ursprünglichen Gebrauch nötig, obgleich die Drüse hier, entsprechend dem sehr kleinen Auge, auf geringen Umfang reduziert ist; hier ist daher der Tentakelapparat mit einer andern Drüse — der Nasendrüse — in Verbindung getreten.

Am deutlichsten ist die Divergenz, welche in der Entwicklung beider Tentakelapparate eingetreten ist, zu sehen, wenn man die Gänge, welche von der Tentakelgrube bzw. dem Tentakel zur Nasenhöhle verlaufen, verfolgt. Bei den Cöcilien gehen von der Grube zwei Kanäle ab, die sich gemeinsam nach innen wenden. Während die älteren Autoren sie nur bis zu der Stelle verfolgen konnten, wo sie sich schlingenförmig vereinigen, und auch GREEF erst anzugeben weiß, daß das »blinde« Ende dicht an einen Divertikel der Nasenhöhle herantritt, haben die Gebrüder SARASIN festgestellt, daß sich an die Verbindungsstelle beider Gänge ein unpaares Stück ansetzt, welches in jenen, von GREEF erwähnten, Nasendivertikel einmündet (sie bezeichnen diese Ausstülpung der Nasenhöhle als JACOBSONSches Organ, — sie entspricht also meinem quadrierten Nebenraume). Auf diese Weise entsteht also mit Hilfe eines stimmgabelartigen Kanals eine offene Verbindung zwischen Tentakelgrube und Nasenhöhle.

Auf ganz andre Weise geht diese Verbindung, wie oben beschrieben, bei *Dactyletra* vor sich. Ich rekapituliere kurz: von der

¹ Gerade dieses könnte man heranziehen, um die Homologie zwischen den Tentakelapparaten der Amphibien mit den Kopfgruben der Giftschlangen zu konstruieren.

eigentlichen Nasenhöhle geht der Verbindungsapparat mit einem unpaaren Stück ab, — dem von mir als $a + b$ bezeichneten Raume. Die beiden durch die Gabelung entstandenen Röhren der Cöcilien würden dann den beiden Kanälen a und b bei *Dactyletra* entsprechen. Während aber bei den Cöcilien beide Röhren die Tentakelgrube erreichen, endet hier der eine Gang, d. i. der Raum b , unterwegs blind, und nur a setzt sich bis in den Tentakel hinein fort. Daß sich bei Cöcilien die Tentakelröhren mit ihrem unpaaren Ende in den genannten Divertikel der Nase öffnen, während sie bei *Dactyletra* weiter vorn und direkt mit der Nasenhöhle in Verbindung stehen (oder eigentlich mit dem Vorraum derselben), ist meines Erachtens kein prinzipiell wichtiger Unterschied, da ja, wie ich oben ausführte, auch bei *Dactyletra* der dem gemeinsamen Endstück homologe Raum $a + b$ mit dem quadrierten Raume kommunizieren. Was die epitheliale Auskleidung anbelangt, so sind die Röhren bei *Dactyletra* wie bei den Cöcilien mit einfachem, flachem Epithel ausgekleidet; beide Röhrensysteme dienen nur der Leitung, wenn auch auf verschiedene Weise.

Wir haben also im Tentakelapparat der *Dactyletra* ein Organ, das nach dem gleichen Typus, wie dasjenige der Cöcilien aufgebaut ist. Sonst würden wir unter den jetzt lebenden Amphibien nach einem entsprechenden, funktionsfähig ausgebildeten Organe vergebens suchen. Die einzige Andeutung findet sich noch, soweit bekannt, bei *Amphiuma means*. Hier stellte DAWSON (1895) fest, daß sich bei einem jungen, etwa 78 mm langen Exemplare unterhalb des Auges auf Schnitten ein mit Epithel ausgekleidetes Kanälchen vorfand, das er als Rudiment der Tentakelkanäle (oder vielmehr der Tentakelgrube) der Cöcilien betrachtet. Daß gerade *Amphiuma* ein solches Rudiment aufweist, spricht meines Erachtens sehr für die Richtigkeit dieser Homologisierung; wollen doch P. und F. SARASIN *Amphiuma* direkt mit den Cöcilien systematisch vereinigt sehen. Nach COPES, meines Wissens noch nicht wieder bestätigter Angabe soll ja *Amphiuma* sogar kleine Schüppchen im äußeren Integument besitzen, was noch mehr für seine Verwandtschaft mit den Cöcilien sprechen würde. Betrachtet man aber *Amphiuma* in diesem Sinne als persistierende Larvenform, also entsprechend *Amblystoma*, so würde es sich leicht erklären, daß es ein Rudiment des Organs besitzt, das ausgebildet auch bei Cöcilien und *Dactyletra* erst dem erwachsenen Tiere zukommt, sich aber bereits bei der Larve anlegt und ein Ende weit entwickelt. Interessant wäre es, Näheres über das Verhalten des

Tentakelapparates bei den permanent im Wasser lebenden Cöcilien zu wissen, da er sich bei den landbewohnenden in einer Form entwickelt hat, die speziell an das Landleben angepaßt ist. Es wäre nicht ausgeschlossen, daß wir dort noch mehr Berührungspunkte mit dem Tentakelapparat der *Dactyletren* finden, welche ja den größten Teil ihres Lebens in und unter dem Wasser zubringen sollen.

P. und F. SARASIN weisen entwicklungsgeschichtlich nach, daß die Tentakelröhren der Cöcilien nichts andres sind, als der umgewandelte Tränennasengang oder vielmehr die Tränenröhrchen mit dem kurzen unpaaren Tränennasenkanal. Mangels jeden Materials ist mir eine solche Feststellung für *Dactyletra* leider nicht möglich; sie wäre aber durchaus notwendig zur absoluten Feststellung, daß wir es hier wirklich mit der divergenten Entwicklung desselben Organs zu tun haben. Wenn wir das jedenfalls hohe Alter der Gattung *Dactyletra* in Betracht ziehen, das in der Bildung der Hautsinnesorgane, dem Schwunde der Zunge (bei erhaltenem Zungenbein), der seltsamen gemeinsamen Mündung der Tubae eustachii usw. zum Ausdruck kommt (auch das Gehirn — Nervi olfactorii — und das Rückenmark weicht von den andern Anuren ab), dann kann es kaum Wunder nehmen, wenn eine früh vom gemeinsamen Amphibienstamm abgezweigte Gruppe gemeinsame Merkmale mit den ebenfalls früh abgezweigten Cöcilien aufweist. Wenn mir aber auch der entwicklungsgeschichtliche Beweis nicht möglich ist, so finde ich doch wenigstens einen Anhaltspunkt, der auch außer dem anatomischen Befunde dafür spricht, daß die Tentakelapparate der Cöcilien und der *Dactyletren* sich auf gleicher Grundlage aufbauten.

Bei BEDDARD (1894) findet sich keine Angabe über das Verhalten des Epithels zwischen Auge und Nase der Larve von *Dactyletra laevis*. Auf seiner Fig. 4 sehe ich zwar einen dunklen Strich an der betreffenden Stelle; ob er aber eine Epithelleiste oder nur eine Pigmentierung oder sonst etwas bedeuten soll, ist seiner Beschreibung nicht zu entnehmen. Für *Ichthyophis glutinosa* schildern aber P. und F. SARASIN die Anlage des Tentakelapparates wie folgt (S. 189 ff.), und geben dadurch auch den Anhaltspunkt für die Deutung der gleichen Bildung bei *Dactyletra*.

Nachdem bei *Ichthyophis glutinosa* zwischen Auge und Nase eine Längsfurche aufgetreten ist, die später wieder verstreicht, wird vor dem Auge ein weißer Fleck sichtbar, — eine nach innen vorspringende Epithelwucherung. Gegen die Nase hin einfach bleibend,

gabelt sie sich bald nach dem Auge zu. Von den beiden auf diese Weise entstandenen Gabelästen ist der untere der stärkere und zieht auch weiter gegen das Auge hin, als der obere und dünnere. Aus dem vorderen unpaar gebliebenen Teil geht, wie ich hier vorwegnehme, später der Tränenangang hervor, während die paarigen Stränge zu den Tränenröhrchen, also den Tentakelröhren werden.

Auf einer späteren Stufe ist von der weißen Linie nichts mehr zu sehen, und Schnitte zeigen, daß sie sich nach innen von dem Integument abgeschnürt hat. Das vordere unpaare Ende wendet sich dann, noch ziemlich weit von der Nasenöffnung entfernt, wieder etwas gegen die Epidermis hin. Allmählich bildet sich dann (ich übergehe die hier unwichtigen Beziehungen zum Auge), aber erst während der Metamorphose der Larven, ein Lumen in den Röhrchen aus. »Während bei den Embryonen und jüngeren Larven die beiden Tränenzapfen (d. h. der gegabelte Teil der Epithelleiste, L. C.) und ihr gemeinschaftliches Endstück, wie beschrieben, von hinten nach vorn zogen, laufen sie bei der Larve in der Metamorphose und beim jungen landbewohnenden Tiere von ihrer Öffnung an der äußeren Haut zu ihrer Einmündung in das JACOBSONSche Organ fast direkt nach innen,« usw.

Dieser ontogenetische Vorgang des Abbiegens von der dem Integument parallelen Richtung spiegelt eben die Phylogenese des Tentakelapparats wieder. Die Beugung nach innen, welche die Herstellung einer Kommunikation mit dem »JACOBSONSchen« Organ bezweckt, ist eine spätere, sekundäre Erwerbung, — ursprünglich verliefen die Gänge von hinten (dem Auge) zur Nasenöffnung. Daß die Gänge ihre Verbindungsstelle mit dem Nasenlumen im allgemeinen überhaupt verändert haben, geht schon daraus hervor, daß sich das »JACOBSONSche« Organ bei *Ichthyophis* gar nicht dort anlegt, wo wir es beim erwachsenen Tiere finden, sondern mehr medial.

Und bei *Dactyletra* nun finden wir noch heute den Tentakelgang von vorn nach hinten ziehend, so wie er bei *Ichthyophis* sich vor seiner späteren Verschiebung zeigt; nur das letzte Endstück biegt medial zum Vorraum ab. Es würde sich eben bei *Dactyletra* nur der eine (der stärkere?) Ast der gegabelten Epithelleiste voll entwickelt haben, so daß er Auge und Nase erreicht, während der andre in der Entwicklung stehen geblieben ist und nach dem Auge zu keinen Anschluß erreicht hat. So erklärt sich das Vorkommen des gewöhnlichen flachen Epithels nicht nur im ganzen Kanal a bis an den gemeinsamen Raum $a + b$, sondern auch am blinden Ende des

Sackes *b*, — sie sind eben beide Derivate jener, bei *Ichthyophis* beobachteten, nach innen vom Integument abgeschnürten Epithelleiste. Es würde also folgen, wenn wir den ontogenetisch früheren Verlauf der Anlage bei *Ichthyophis* berücksichtigen, daß *Dactyletra* ein ursprünglicheres Bild der Tentakelanlage gibt. Beide Apparate haben sich auf der gleichen Basis entwickelt, und sind also nicht nur zufällige Konvergenzerscheinung, sondern das Resultat divergenter Entwicklung aus gleicher Grundlage.

Eine sichere Angabe über die Funktion des Tentakelapparates der *Dactyletra* ist leider nicht möglich, da uns keinerlei Beobachtungen am lebenden Tier hierüber vorliegen. Einen gewissen Anhalt bietet uns aber der oben gegebene anatomische Befund.

Daß keine Sinnesfunktion vorliegt, ist klar; wir sehen bei *Ichthyophis*, wie ein als Tastorgan fungierender Tentakel gebaut sein muß. Zudem liegt für *Dactyletra* auch gar kein Bedürfnis für einen solchen Orientierungsapparat vor, welcher der blinden Cöcilie auf der Erde und insbesondere in dunklen Erdgängen sehr dienlich sein muß. Die wenn auch kleinen und sehr kurzsichtigen Augen werden sie, insbesondere unter Wasser, wo sich die *Dactyletra* meist aufhält, besser über nahe Gegenstände orientieren. Zudem verbietet dem Tentakel auch schon seine Lage oben, unter dem Auge, die Tastfunktion.

Daß er etwa der Zuleitung von Luft nach der Nasenhöhle zur Unterstützung einer Riechfunktion dienen sollte, wie es von SARASIN für die Tentakelgänge von *Ichthyophis* als möglich hingestellt wird, ist angesichts der Einmündung dicht neben der Nasenöffnung ausgeschlossen; ich kann auch in bezug auf *Ichthyophis* diesen Erklärungsversuch nur als eine Verlegenheitstheorie anerkennen. Bei *Ichthyophis* konnte man noch an einen Abfluß des Sekrets der HARDERSchen Drüse nach der Nase zu denken, — SARASIN lehnen diese Deutung wegen der entgegenstehenden mechanischen Schwierigkeiten sowie wegen des anderweitigen Verbrauchs des Sekrets am Tentakel ab; bei *Dactyletra* wäre es von selbst ausgeschlossen, da am Tentakelende des Ganges ja gar keine Drüse einmündet.

Da nun aber der Gang bei *Dactyletra* durchaus den Charakter eines einfachen Leitungskanals trägt, so muß das betreffende Sekret am nasalen Ende ausgeschieden werden, und zwar kommt da der große Ausführungsgang der Nasendrüse in Betracht, der im Vorraum,

dem Eingang in den Tentakelgang gegenüber, ausmündet. Die gesamte Nasendrüse besteht aus zwei Teilen: dem einen, der in den quadrierten Divertikel mündet, und den Drüsen des »JACOBSONSchen« Organs bei *Ichthyophis* entspricht, und dem zweiten, der im Vorraum, also an der Grenze von rein pneumatischem und sensorischem Teil der Nase, mündet und somit der Nasendrüse der Saurier entspricht. Das Sekret dieses zweiten Teiles wäre dann dem Tentakelapparat dienstbar gemacht. Dann aber kann es sich, meines Erachtens, nur um eine Abwehrvorrichtung handeln. Es sind die Vorbedingungen dazu vorhanden, damit das Sekret der Nasendrüse mit Druck aus dem Tentakel herausgeschleudert werden kann. Die Mündung der Drüse auf dem Zapfen im Vorraum ist nicht geradeaus nach oben gerichtet, sondern seitwärts, so daß das Sekret in den Raum $a + b$ abfließen wird. Da der Tentakelgang nun, wie gesagt, mit starker Ringmuskulatur ausgestattet ist, so wäre die Möglichkeit gegeben, durch vorwärtsschreitende Kontraktion derselben das eingeströmte Sekret durch die ganze Länge des Ganges zu treiben. Die größere Weite des Ganges a gegenüber dem Kanal im eigentlichen Tentakel würde hierbei ein gewaltsames Herausschleudern des Strahles veranlassen.

Wenn auch die Annahme eines solchen Spritzapparats als Schutzmittel sonderbar erscheinen mag, so würde eine solche Vorrichtung wohl nicht einmal vereinzelt dastehen. Von *Phrynosoma cornutum* wird berichtet, daß es ein merkwürdiges Abwehrmittel habe. BREHM zitiert (1892) nach dem jüngeren WALLACE: »Unter gewissen Umständen und anscheinend als ein Abwehrmittel spritzt dieses Tier aus einem seiner Augen den Strahl einer glänzend roten, dem Blute täuschend ähnlichen Flüssigkeit. Dieses habe ich dreimal an drei verschiedenen Stücken beobachtet, obgleich ich auch viele fing, die nicht so verfuhr. Ja, es ist sogar ungewöhnlich, daß man das Spritzen beobachten kann, und ich habe mich oft vergebens angestrengt, um es hervorzubringen. In der Regel wenden sie ihre absonderliche Verteidigung nicht an, wenn sie vom Boden aufgenommen werden, obgleich auch dies stattfinden kann. So fing ich eine, welche die Flüssigkeit 15 cm weit auf meine Hand schleuderte, während die andre spritzte, als ich ein glänzendes Messer vor ihren Augen schwang. Ich meine, daß die Flüssigkeit aus den Augen kommen muß, weil ich mir keine andre Stelle zu denken vermag, von welcher sie ausgehen könnte.« Daneben erwähnt BREHM noch die Angabe von HERNANDEZ, daß beim Ergreifen der Eidechse ihrer

Nase oder den Augen Blutstropfen entquellen und oft viele Zentimeter weit geschleudert werden.

Neben der dreimaligen Beobachtung von WALLACE an freilebenden oder soeben gefangenen Tieren, besagt der negative Befund anderer Autoren an Exemplaren, die sie in der Gefangenschaft hielten, nicht viel; viele Tiere ändern ihr Wesen und ihre Gewohnheiten in der Gefangenschaft, und insbesondere Reptilien — darunter gerade auch *Phrynosoma* — werden vielfach träge, so daß sich der Mangel dieser Reaktion leicht erklären ließe. Die Tatsache des Spritzens kann man wohl als genügend verbürgt ansehen, — unbestimmt ist nur die Herkunft der Flüssigkeit. WALLACE nimmt sehr leichthin das Auge als Herkunftsort an, da er augenscheinlich an die Nase gar nicht gedacht hat; HERNANDEZ spricht vorsichtiger von Nase oder Auge. Sollte die Flüssigkeit wirklich Blut sein, so könnte sie allerdings nur aus dem großen subbulbären venösen Sinus herkommen, aus dem sie durch irgend einen Mechanismus herausgeschleudert würde. Jedenfalls erscheint das aber wenig wahrscheinlich, und die blutähnliche Farbe involviert noch lange nicht, daß es auch Blut ist. Es könnte auch das Sekret einer stark entwickelten HARDERSchen Drüse sein, über deren Bau bei *Phrynosoma* mir nichts bekannt ist. Drittens wäre aber noch die Möglichkeit in Betracht zu ziehen, daß der Strahl überhaupt nicht aus dem Auge oder seiner Nachbarschaft herkommt, sondern aus der Nase geschleudert wird, — dann müßte man an einen Sekretstrahl aus der Nasendrüse denken. Eine nähere Untersuchung der betreffenden anatomischen Verhältnisse, die ich mir noch vorbehalte, wird vielleicht die Frage klären können.

Wie dem aber auch sei: besitzt *Phrynosoma* die Fähigkeit, zu seiner Verteidigung einen Flüssigkeitsstrahl aus Auge oder Nase zu spritzen, dann ist die Heranziehung einer solchen Annahme zur Deutung des Tentakelapparats von *Dactyletra* zulässig. *Dactyletra* spritzte dann den Strahl unter dem Auge hervor, — er stammte aber aus der Nase.

Selbst unter den Amphibien wäre die Annahme einer solchen Möglichkeit nicht mehr neu. Für die Cöcilien nahm ja WIEDERSHEIM (1879) seinerzeit schon an, der ganze Tentakelapparat sei ein »Spritzorgan«, ein Giftorgan vielleicht, »ein in die Ferne wirkendes Angriffs- und Verteidigungsmittel«, und in gleichem Sinn sprach sich auch GREEF aus; zum Teil wenigstens ist diese Annahme inzwischen allerdings durch die Beobachtungen von P. und F. SARASIN erledigt, jedenfalls in dieser Allgemeinheit nicht zutreffend.

Wir sehen vielfach in ganz verschiedenen Klassen ähnliche Resultate auf verschiedenen Wegen durch Konvergenz erreichen, wenn sie hier wie dort von Nutzen sind. An giftigen Drüsensekreten fehlt es den Amphibien ja nicht (und um ein solches müßte es sich ja bei *Dactyletra* handeln), und die Verwendung eines solchen als Abwehrmittel wäre eine einfache funktionelle Konvergenzerscheinung gegenüber *Phrynosoma*, die sich auf ganz anderer anatomischer Grundlage herausgebildet hat.

Greifswald, 24. Mai 1904.

Literatur.

1868. FR. LEYDIG, Über die Schleichenlurche. Diese Zeitschr. Bd. XVIII.
 1873—78. C. K. HOFFMANN, Amphibien. In BRONNS Klassen und Ordnungen des Thierreichs. Bd. VI. Abthlg. II.
 1879. R. WIEDERSHEIM, Die Anatomie der Gymnophionen.
 1884. R. GREEF, Über *Siphonops thomensis* Barboza du Bocage. Berichte der Gesellsch. Naturw. Marburg.
 1890. P. u. F. SARASIN, Ergebnisse naturwissenschaftlicher Forschungen auf Ceylon. (Wiesbaden.) Bd. II, Heft IV.
 1892. A. E. BREHM, Thierleben. Bd. VII. Kriechthiere u. Lurche. 3. Aufl.
 1894. FR. E. BEDDARD, Notes upon the Tadpole of *Xenopus laevis* (*Dactyletra capensis*). Proceed. Zool. Society London. P. I.
 1895. DAWSON, A Contribution to the Anatomy and Phylogeny of *Amphiuma means*. Journ. Morph. Boston. Vol. XI.

Erklärung der Abbildungen.

Allgemeine Bezeichnungen:

| | |
|--------------------------------|--|
| <i>Blg</i> , Blutgefäß; | <i>Nsch</i> , knorpelige Nasensecheidewand; |
| <i>Hldr</i> , Hautdrüsen; | <i>Pig</i> , Pigment; |
| <i>Ndr</i> , Nasendrüsensfeld; | <i>Vp</i> , Ramus palatinus des Quintusnerven. |

Knochen ist schwarz schraffiert, Knorpel wie *Nsch* schematisiert.

Tafel XXIII.

Fig. 1. Randpartie eines Querschnittes durch den Kopf von *Dactyletra calcarata*. Der unter dem Auge ausgestülpte Tentakel. *A*, Auge; *T*, Tentakel; *Scl*, Scleraknorpel.

Fig. 2. Schiefer Längsschnitt durch den Kopf, seitlicher Längsschnitt durch die Hauptnasenhöhle von der äußeren Nasenöffnung bis zur Choane. *ANO*, äußere Nasenöffnung; *Ok*, Choane; *Ok*, Oberkiefer; *M*, Muskeln; *Vm*, Ramus maxillaris des Trigeminus; *NdrgrII*, Nasendrüsenausführungsgang.

Fig. 3—7. In Abständen aufeinander folgende Querschnitte durch die eine Hälfte des Kopfes.

Fig. 3. *NdrgI*, Ausführungsgang der Nasendrüse; *ANö*, äußere Nasenöffnung.

Fig. 4. *NdrgI*, wie oben; *Gz*, Gaumenzähne.

Fig. 5. *Snk*, Sinnesknospe.

Fig. 6. *Olf*, Zweige des Olfactorius; *Snk*, Sinnesknospe.

Fig. 7. *Tg*, Tentakelgang, längs angeschnitten; *Olf*, Äste des *N. olfactorius*.

Fig. 8. Sinnesepithel, das in den Schnitten quadriert schraffiert ist.

Fig. 9. Horizontal schraffiert eingezeichnetes Epithel.

Fig. 10. In der Hauptnasenhöhle durch radiäre Strichelung eingezeichnetes Epithel.

Über den Thorax von *Gryllus domesticus*,
mit besonderer Berücksichtigung des Flügelgelenks und dessen Bewegung.
(Ein Beitrag zur Vergleichung der Anatomie und des Mechanismus des
Insektenleibes, insbesondere des Flügels.)

Von

Friedrich Voß

aus Düsseldorf.

Dritter Teil.

Die Mechanik.

Mit Tafel XXIV und 16 Figuren im Text.

I. Die Mechanik des Flügels.

I. a. Die Mechanik des Hinterflügels.

1. Allgemeine Vorbedingungen.

Die Betrachtung des Metathorax (vgl. S. 314, 413 f.) hat gezeigt, daß der Flügelmechanismus einen gesonderten seitlichen mechanischen Bezirk, der im Tergit dem Einfluß intersegmentaler Muskulatur entzückt ist, vorstellt. Da die einzelnen Lagebeziehungen und die mechanische Bedeutung der einzelnen Gelenkplatten und Muskeln bereits vom beschreibenden Teil her bekannt sind, handelt es sich nun um die Darstellung des Zusammenwirkens aller dieser Teile [vgl. S. 271, 3]) und zunächst um eine Zusammenfassung der in Betracht zu ziehenden Faktoren:

Von den

Skelettteilen

sind hervorzuheben (vgl. Taf. XV):

Die Pleuralleiste (*lp*) mit dem Pleuralgelenkkopf (*pk*) und das Mittelgelenkstück (*b*) als im Mittelbezirk des Flügels und des Gelenkes gelegene, ruhende Stützen, um welche sich die Ausbreitung und Bewegung des Flügels vollzieht, wie sie einerseits im Costalfelde, anderseits im Analfelde sich abspielt: Stufe 3 bzw. 4 und 5 (vgl. S. 653 bzw. 662 f.).

Die Bewegung des Costalfeldes (l_1) und des Costalgelenkes geschieht zunächst einmal dadurch, daß das Präscutum (t_2) herabgezogen wird, — das Gelenk wird also mittelbar bewegt —; sie geschieht des weiteren dadurch, daß die episternale Gelenkplatte (ep) herabgezogen wird. Zu diesen Bewegungserscheinungen nimmt die vordere Tergalplatte (a_1) die Stellung eines passiven, vermittelnden Gelenkteiles ein: der Flügel wird ausgebreitet (Stufe 3, S. 653).

Die Bewegungsmöglichkeit des Analfeldes (l_2) ist an die vorhergehende Bewegung des Costalfeldes geknüpft, sie ist eine zweifache, insofern als die epimeralen Gelenkplatten (p_1, p_2) der Abwärtsbewegung des Flügels dienen, und die Bewegung des Tergalfortsatzes (ta) am Analgelenk (d_2) einen davon in gewisser Weise unabhängigen Einfluß auf die Spannungsverhältnisse des Analfächers hat. Die hintere Tergalplatte (a_3) hat in diesem Bezirk eine mehr regulative Bedeutung (Stufen 4 u. 5, vgl. S. 662 f.).

Außerdem gibt es eine weitere, von obigen Bewegungen unabhängige und für sie von primärer Bedeutung erscheinende Bewegung des Flügels, welche sich auf den Flügel insgesamt bezieht und an die mittlere Tergalplatte a_2 , das Mittelgelenkstück b und das Pleuralgelenk (pk) geknüpft ist (Stufe 2, S. 652).

Soviel über die Bedeutung der Gelenkteile, deren Lagebeziehungen im einzelnen bei Kenntnisnahme der einzelnen Bewegungsstappen an Querschnitten betrachtet werden sollen.

Die

Ligamente

sind bei der mechanischen Betrachtung zur Beurteilung der zwischen den einzelnen Plattenbezirken stattfindenden Zugwirkungen von Wichtigkeit.

Die Ansätze der Muskulatur

und die Gruppierung derselben entsprechen den bei obiger Übersicht über die Skeletteile zur Anschauung kommenden Funktionen.

1) Die Flügelmuskulatur ist eine sehr reichliche, und es beteiligen sich an einer mechanischen Zugwirkung, wie wir sehen werden, manchmal mehrere, vielleicht einander ergänzende Muskeln in gleicher Weise. Diese Vielheit im selben Sinne wirkender Faktoren, man kann sagen: diese nicht strenge Differenzierung der Muskulatur zu einem auf einen bestimmten Zweck gerichteten, einfachen Verhalten, wie sie besonders im Costalgelenk sich zeigt, kann einmal als ein Ausdruck primitiver Verhältnisse aufgefaßt werden und veranlaßt später,

(S. 665) bei der Rückführung auf ein Schema der Flugmechanik, die zahlreichen Muskeln vielfach zu einer mechanisch-einheitlichen Gruppe zusammenzuziehen, ergab dann aber, zumal bei ihrer zum Teil geringen Größe, Schwierigkeiten, mit allen Muskeln einzeln zu experimentieren; gleichwohl läßt sich durch das Experimentieren mit den Chitinteilen ein Urteil über die mechanische Bedeutung der Muskeln leicht durch ihre Anheftungspunkte erlangen.

2) Die Flügelmuskulatur wird von drei Kategorien der Muskulatur geliefert: von der dorsoventralen Muskulatur, von der tergalpleuralen — nicht aber auch, falls die an den pm_6 (S. 490) geknüpfte Vermutung richtig ist, von der sternalpleuralen Flankenmuskulatur, wobei dann pm_7 als tergalpleuraler Muskel zu rechnen wäre, — und schließlich von der mindestens funktionschwachen, dorsalen Längsmuskulatur.

3) Da die Anheftungsweise der Muskeln in den wichtigen Arbeiten GRABERS, LUKS' usw. nur ungenau bestimmt worden ist, so muß die dort angewandte Einteilung der Muskeln in direkt wirkende Flugmuskeln, sog. direkte Flugmuskulatur, und indirekt wirkende, sog. indirekte Flugmuskulatur, von neuem versucht werden:

Als indirekt wirkende Muskulatur ist solche zu bezeichnen, welche am festen Tergit und den Pleuren angeheftet ist, ohne daß eine Ablösung ihrer chitinösen Ansatzstellen von jenem Zusammenhange erfolgt.

Findet eine Abtrennung von Gelenkplatten und eine gelenkige Verbindung derselben mit dem Tergit statt, so ist die mit jenen gleichfalls abgelöste Muskulatur als direkte zu bezeichnen; topographisch läßt sich eine solche Einteilung der Muskulatur durchführen, morphologisch hat sie weniger Sinn, wie die nachfolgende Übersicht zeigen wird (vgl. in dieser Hinsicht die Ansatzstellen der $pm_{1, 2, 3}$ mit denen der $pm_{6, 7}$).

4) Wie bisher die Muskulatur nach topographisch-morphologischem Gesichtspunkte eingeteilt wurde, und eine Scheidung zwischen indirekt und direkt wirkender Muskulatur vorgenommen wurde (vgl. die beiden vorherigen Absätze), so ist nunmehr eine Einteilung und Bezeichnung (an zweiter Stelle) der Muskeln nach mechanischen Gesichtspunkten (vgl. Vorbem. b, S. 360) vorzunehmen. Die Einzelheiten der Mechanik sind bereits im beschreibenden Teil bekannt geworden; es sind demnach zu unterscheiden:

1) *Elevatores alae*: Muskeln, welche am Scutum ansetzen und den Flügel insgesamt heben und von welchen der vierte Dorso-

ventralmuskel dm_4 (45) eine spezielle Bedeutung als Herabdrücker des Tergalhebels (th) erlangt; die übrigen hierher zu rechnenden Dorsoventralmuskeln sind:

Der zweite, in diesem großen Zusammenhang auf das Analfeld bezügliche, dm_2 (43),

und der dritte, dm_3 (44), beide zugleich Beinmuskeln, was für den ersten, dm_1 , ausschließlich gilt.

Alle diese indirekten Flugmuskeln entsprechen der von CHABRIER angewandten Bezeichnung der »constricteurs du thorax« und »releveurs des ailes«; es sind die von v. LENDENFELD als »mittlere Dorsoventralmuskeln« bezeichneten; zu ihnen kommt noch der neunte Seitenmuskel, als tergalpleuraler Muskel, pm_9 (56).

II. *Expansores alae*: Muskeln, welche den Flügel spannen, d. h. das Costalfeld nach vorn vorführen und deshalb auch als *Protractores alae costales* bezeichnet werden können. Diese *Expansoren* und *Protractoren* sind wiederum:

a. Dorsoventralmuskeln und ihre scheinbar pleuralen Teilmuskeln, $pm_{1,2,3}$; ihre gemeinsame Wirkung bezieht sich auf das Costalfeld (A_1) und auf die Entfaltung des Flügels allein, und es ist ausdrücklich hervorzuheben, daß die mechanischen Experimente keinen Hinweis enthalten, daß jene einen etwa der Ruhelage und dem Herabschlagen des ausgebreiteten Flügels dienlichen Muskel enthielten. Das gleiche gilt von den

b. tergalpleuralen *Expansoren*.

Es ist dies deshalb hervorzuheben, weil die allgemeinen Schemata GRABERS und die Abbildungen und Angaben LUKS' (1883) leicht den Irrtum hervorrufen, daß alle unterhalb der Anheftungslinie des Flügels ansetzenden Muskeln ohne weiteres als Flügelsenker aufzufassen seien, was, wie sich herausstellen wird, nur für den epimeralen Bezirk gilt. Hingegen enthält die Gemeinsamkeit der Funktion der $pm_{1,2,3}$ mit den präscutalen Dorsoventralmuskeln im episternalen Bereich einen interessanten Hinweis auf ihre wahrscheinlich gemachte morphologische Herleitung (vgl. S. 467 f.).

Die topographische Einteilung in präscutale Muskeln (vgl. nachfolgende Tabelle: II, 1, 4) und episternale »pleurale« Muskeln (2, 3, 5, Tabelle) ist mit einer Verschiedenheit der Funktion verknüpft, während die auf beide zugleich bezogenen tergalpleuralen (Tabelle II, 6, 7) wohl mehr den präscutalen Muskeln zu Hilfe kommen.

III. *Tensor analis alae*; als einziger, wirklich direkter Muskel zu bezeichnen, pm_{12} (59), welcher durch Veränderung der

Spannungsverhältnisse des ausgebreiteten Analfächers eine ganz spezielle und mehr regulierende Aufgabe erfüllt.

IV. *Depressores alae* (vgl. dieselben bei LUKS und GRABER), Muskeln, welche den gespannten Flügel nach abwärts bewegen und, zwar hauptsächlich von Bedeutung für das Analfeld, auch für das Costalfeld nicht ohne Einfluß sind, da sich ihre Wirkung durch das Mittelgelenkstück dem letzteren mitteilt. Die beiden Muskeln setzen als epimerale Seitenmuskeln unterhalb der Ansatzlinie des Flügels an den Epimeralgelenkplatten p_1 und p_2 an und sind als »direkte« Flügelmuskeln zu bezeichnen; sie seien als der erste, pm_6 (53), und der zweite, pm_7 (54), direkte Flügelsenker bezeichnet; letzterer ist mutmaßlich ein tergalpleuraler Muskel, wie der vorhergehende (pm_{12}). Diesen gleicht funktionell wiederum ein:

V. *Depressor alae*, ein tergaler Längsmuskel, dlm_1 (37), welcher seiner Stellung nach als indirekter Flügelsenker wirksam ist und im Unterschiede zu den soeben genannten depressores nicht auf das Analfeld allein, sondern antagonistisch zur gesamten Muskulatur der *elevatores alae* durch das Mittelgelenkstück und den Tergalhebel auf den gesamten Flügel und zwar im Sinne der Herbeiführung der Ruhelage desselben wirksam ist. Es ist hierbei zu erwähnen, daß seine bei *Gryllus* zum mindesten sehr geringe Wirksamkeit durch die allgemeine Elastizität ersetzt ist. Es ist der von CHABRIER als »abaisseur des ailes« und »dilatateur du tronc« bezeichnete indirekte Flugmuskel, welcher bei den besser fliegenden Insekten (vgl. bereits *Locusta* LUKS, AMANS 1885) eine gute Ausbildung erlangt und für die höheren Insektenordnungen: Coleoptera, Hymenoptera, Diptera (vgl. später) charakteristisch wird. Bei *Gryllus* ist er durch die direkten Flügelsenker (*depressores*) ersetzt, in Übereinstimmung mit der guten Ausbildung des Analfächers, dessen Senken nach unten folglich nicht dem durch den indirekten Flügelsenker dlm_1 veranlaßten und bei jenen obengenannten Gruppen vorherrschenden Flügelschlag nach unten und hinten entspricht, da letzterer ja vom Costalfelde ausgeht. Soviel zur Beurteilung des Muskels an dieser Stelle (vgl. S. 663, Abs. f, S. 664 u. S. 689).

Die Aufzählung der Muskelgruppen in genannter Reihenfolge geschah entsprechend der nachher zu besprechenden Stufenfolge der Flügelbewegungserscheinungen und ergibt fünf Gruppen nach mechanischen Gesichtspunkten. Daraus ergibt sich, daß von den 15, mit Sicherheit auf den Flügel wirksamen Muskeln nur drei, dem gespannten Analfelde dienliche Muskeln als direkte bezeichnet werden

können, der Tensor analis, pm_{12} (59) und die beiden direkten Flügelsenker (Tabelle, IV); da dem gegenüber 12 Muskeln als indirekte zu gelten haben, ist der von LUKS für Orthopteren verallgemeinerte Grundsatz (S. 545), daß sich indirekte und direkte Flugmuskeln in ihren Größenverhältnissen das Gleichgewicht halten, für *Gryllus domesticus* nicht anwendbar. Es seien die Muskeln zusammengestellt:

Tabelle der Flugmuskeln¹.

I. Elevatores alae: Flügelheber, constrictores thoracis, indirekt.

- 1) Musculus dorsoventralis secundus (43).
- 2) Musculus dorsoventralis tertius (44).
- 3) Musculus dorsoventralis quartus (45).
- 4) Musculus lateralis nonus (56).

II. Protractores et Expansores alae: Flügelausbreiter, indirekt.

- | | |
|---|---------------|
| 1) Musculus dorsoventralis sextus (47) | } Coxa. |
| 2) Musculus lateralis primus (48) | |
| 3) Musculus lateralis secundus (49) | |
| 4) Musculus dorsoventralis quintus (46) | } Trochanter. |
| 5) Musculus lateralis tertius (50) | |
| 6) Musculus lateralis decimus (57). | |
| 7) Musculus lateralis undecimus (58)?, vielleicht nämlich nur Antagonist zu $II\ dlm_{3+4}$ (71, 72). | |

III. Tensor analis alae: spezieller Analfächermuskel, direkt.

- 1) Musculus lateralis duodecimus (59).

IV. Direkte Depressores (Flexores) alae: direkte Flügelsenker.

- 1) Musculus lateralis sextus (53).
- 2) Musculus lateralis septimus (54).

V. Indirekter Depressor alae: Indirekter Zurückzieher und Senker des Flügels als Dilatator thoracis (abaisseur des ailes).

- 1) Musculus metanoti primus (37).

2. Einzelheiten der Mechanik.

Nach diesen allgemeinen Voraussetzungen folgt nunmehr die Darstellung der Einzelheiten des mechanischen Zusammenhanges im Flügelgelenk und die Sonderung der Flügelbewegung in einzelne aufeinanderfolgende Stufen.

¹ Über die Benennung der Flugmuskeln vgl. Anmerkung 1 zu S. 361 im II. Teil.

A. Die Ausbreitung des Flügels.

a. **Erste Stufe.** Die Ruhelage des Flügels (vgl. hierzu Fig. 1, 2 und 3, Taf. XXIV mit Fig. 3, 4 und 6, Taf. XV, sowie Textfigur 13).

Die vereinigten Costal- (I) und Radial- (III) Adern sind basal in der Flügelgelenkhöhle geborgen, der Vorsprung des Costalgelenks *eg*, *ek* ist, im Gegensatz zum Verhalten in Fig. 4 und Textfig. 9, in der Mittelhöhle *mh* geborgen, die basale Aderpartie vermöge ihrer mehrfachen Biegungen dem seitlichen Thorax unterhalb der Analgelenkplatten (*c*₁, *c*₂, *d*₁, *d*₂) dicht angelagert, und dahinter distal-dorsalwärts dem seitlichen Teil des Abdominaltergits allmählich aufgelagert (vgl. Fig. 1 mit 3). Sie bilden somit die chitinöse Seitenkante des Flügels, treten aber im abdominalen Bezirk unter das Chitinfeld der Cubitalader VII, welche als dünne »Gräte« unter dem schützenden Deckflügel hinten hervortritt (vgl. SAUSSURE 1876, 78, Taf. XII. In unsrer Fig. 1 liegen sie lateral, weil die Flügelfaltung gelockert wurde).

Unter die Cubitalader kommt hierbei sowohl die IX. Ader, wie auch die XIII. Ader zu liegen. Dies wird dadurch ermöglicht, daß die VIII. Ader eine bewegliche Konkavfalte bedingt, und die im Wurzelfelde (*cw* und *aw*) des Flügels unpaare, im Scharniergelenk *x* des Analfächerrahmens, am Ende des Verbindungssteges *v* (S. 322, Taf. XV, Fig. 3, 6), distalwärts jedoch zweifach auseinander tretende Konvexfalte einen scharfen Faltenrücken bildet (vgl. bei *x* Fig. 1, 2). Das Scharniergelenk ist also zusammengeschlagen und der Fächerbezirk (*f*₂) dazwischen folgendermaßen gefaltet:

Die vordere erste Teilfläche des Analfächers, das Gebiet der IX. Ader, ist basal ziemlich wenig gefaltet, umgekippt und dem Costalfelde (*f*₁), ihm räumlich ganz entsprechend, untergelagert (vgl. Fig. 1 mit Taf. XV, Fig. 3).

Die zweite Teilfläche, der eigentliche Fächer, ist ein 10mal doppel-schichtiges Faltenpaket, welches, nicht gekippt, unter das vorhergehende tritt.

Das sog. Hautfeld (*sp*), analwärts von der Konvexfalte gelegen, tritt, wiederum umgekippt, unter die vorhergehenden (vgl. bes. Fig. 2). Es zeigt sich, daß die Faltungsweise dafür sorgt, daß alle diese Falten distalwärts verschmälerte Bezirke darstellen und unter den chitinösen Bezirken des Costalfeldes geborgen sind.

Von den Gelenkbezirken zeigt das Analwurzelfeld *aw* eine umgekippte Auflagerung auf die Analgelenkplatten, besonders

auf die hintere (d_2), wobei die konkave vordere, d_1 , als ein ziemlich starrer Bezirk die nötige Umbiegung allmählich vermittelt. Die Betrachtung des Anallappens $f/3$ ist unwichtig.

Diese Lagerungsverhältnisse in Fig. 1 sind leicht zu veranschaulichen, wenn man (Taf. XXIV, Fig. 2) das gefaltete Analfeld vom Tergit abhebt und zur Seite wendet, wobei zweierlei Widerstände zu überwinden sind: einmal die der Ruhelage des Flügels günstige Elastizität des Gelenkes, sodann der im entgegengesetzten Sinn wirkende Muskel »tensor analis« (Tabelle, III), welcher, den Tergalfortsatz (ta) des Analgelenkes nach innen und vorn ziehend, die Auflagerung des Analfächerpaketes sichert. Das Experiment entspricht keiner natürlichen Lage. Die Faltungsweise im übrigen läßt sich aus dem beschreibenden Teil und den Figuren ersehen (Textfig. 13).

b. *Zweite Stufe.* Der Flügel wird, dem Körper noch gefaltet angelagert, insgesamt gehoben, d. h. etwa um die Längsachse der Flügelfaltung einwärts und aufwärts gedreht, so daß die in der Flügelgelenkhöhle geborgene Costal-Radialader I und III und das Costalgelenk (cg) zur Ermöglichung der weiteren Bewegungsabschnitte frei werden. Wirkungskraft der scutalen Elevatoren, vermittelt insbesondere durch den Tergalhebel (th). Es ist zu unterscheiden:

1) Allgemein die Gesamtwirkung aller betreffenden Muskeln, welche herbeiführen, daß der tergale Seitenrand mitsamt der anschließenden mittleren Tergalplatte (a_2) sich senkt, daß bzw. der Pleuralgelenkkopf (pk) nach oben steigt und daß (durch pm_9 , 56) sich letzterer dem ersteren (dt_1) nähert.

2) Speziell die Wirkung des Tergalhebels (durch dvm_4 [45]), welcher auf den Seitenfortsatz der mittleren Tergalplatte (a_2) drückt; hierdurch wird folgende Wirkung erzielt: Der mediale Seitenrand der Platte wird noch mehr abwärts gedrückt, der von ihr mit dem seitlichen Tergit gebildete Winkel wird kleiner, die Platte wird gegen den Pleuralgelenkkopf hin gedrückt, und ihr lateraler Seitenrand steigt unter Mitwirkung des relativ nach oben steigenden Pleuralgelenkkopfes gleichfalls nach oben; dies letztere geschieht durch Vermittlung des Mittelgelenkstückes (b_1), welches gegen den Pleuralgelenkkopf gestemmt (vgl. S. 328) und, mit der Tergalplatte durch jenes schmale Ligament verbunden (vgl. S. 347 und die Querschnitte Textfig. 7, 8), ein wenig um seine Längsachse gedreht wird. Da es den Flügel trägt und zunächst über d_1 die Vermittlungsplatte (Fig. 3, c_1) beeinflusst, so wird der ganze Flügel gleichfalls gedreht und gehoben und

seine Ruhelage gelockert. Der Flügel wird aber noch nicht entfaltet und nach vorn geführt.

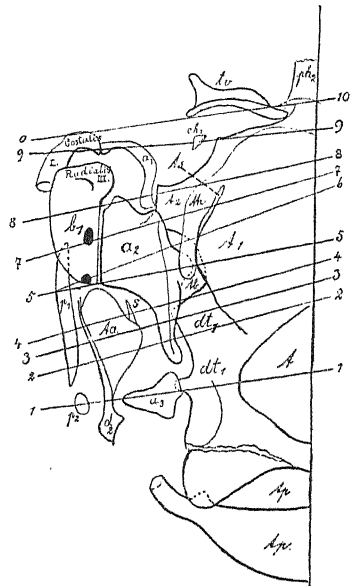
Ein anschauliches Bild hiervon geben die (Textfig. 1) Querschnittsbilder 3, 4, 5, 6, 7 (vgl. Fig. 4, 5, 6, 7, 8) durch den Gelenkbezirk, in welchem die Stufe 2 — jedoch bei schon ausgebreitetem Flügel — dargestellt ist. Sie zeigen, abgesehen von den dicken, die mittlere Tergalplatte (a_2) beiderseits verbindenden Ligamenten, wie die letztere, hinten gestützt auf den seitlichen Vorsprung des tergalen Seitenfeldes (dt_1) mit dem Muskel pm_9 (vgl. Textfig. 4), vorn gestützt auf das Präscutum (Textfig. 7, 8) unter dem Drucke des Tergalhebels (th) (Textfig. 6) sich hebt (Textfig. 7) (vgl. Taf. XV, Fig. 9).

Der nunmehrige Zustand ist insofern mechanisch noch weiter bedeutsam, als sich um die im Mittelgelenk ($lp-pk-b_1-a_2-t_1$) dargestellte feste, tergal-pleurale Verbindungsmasse vorn und dahinter die im folgenden zu betrachtenden Bewegungerscheinungen abspielen.

c. Dritte Stufe. Während das Analfeld (fl_2) sich passiv verhält, wird der Flügel durch Vorführung der Costal- Radialader I und III gespreizt, der Analfächer entfaltet; dies geschieht dadurch, daß das Costalgelenk (cg) bezüglich seiner Unterkante von unten nach oben d. h. also nach vorn gedreht wird und dabei um das entgegengestemte Mittelgelenkstück (b_1) nach abwärts, d. h. median-einwärts gezogen wird.

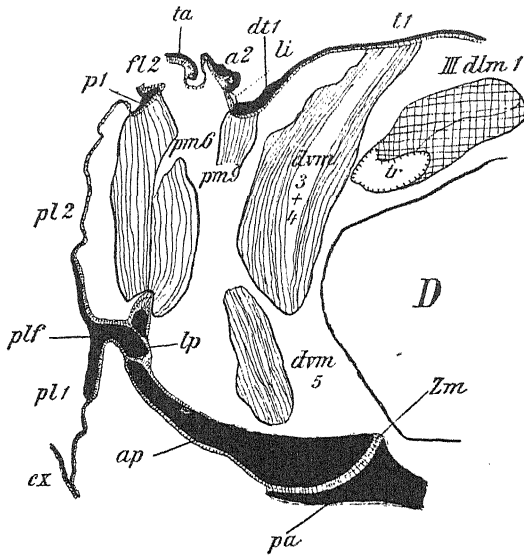
Dieser Vorgang ist sehr kompliziert und wird am besten in zwei Unterstufen zerlegt:

Erste Unterstufe: Es erfolgt eine mäßige Spreizung des Flügels. Wirkung der präscutalen Expansoren dvm_5 u. 6 (46 und 47) und etwa des pm_{11} (58) und pm_{10} (57) durch die vordere Tergalplatte a_1 . Der vor dem Mittelgelenkstück befindliche, weichhäutige



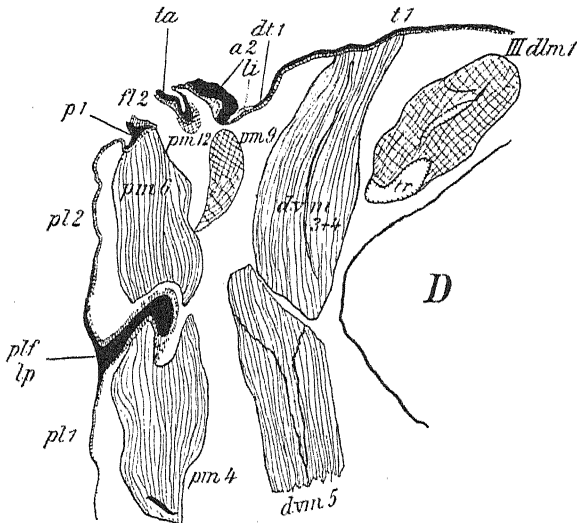
Textfig. 1. Vergr. 15fach.

Die linke Hälfte des Metanotum nebst den Flügelgelenkteilen (vgl. mit der Totalansicht in Fig. 2 des I. Teiles und als Schema zu den Fig. 8, 9, 10 u. der Taf. XV u. XVI im I. Teil). Schema, um die Schnitlinien 1—10 für die Querschnitte 1—10 durch den Thorax und die Gelenkteile auf den Textfig. 2—11 anzugeben.



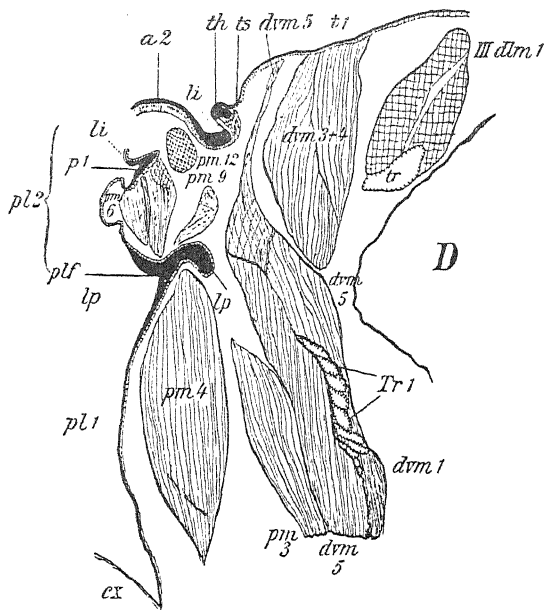
Textfig. 4.

Querschnitt 3: liegt bereits vor dem von der Pleuralleiste gebildeten Hüftgelenk *c*. Es ist daher von jetzt an in der Pleuralwand die Pleuralleiste *lp* quer getroffen, und zwar, weil sie sehr schräg nach vorn läuft, nur auf ein kurzes Stück; es ist von nun ab auch das Episternum *pl1* (zunächst unten) getroffen.



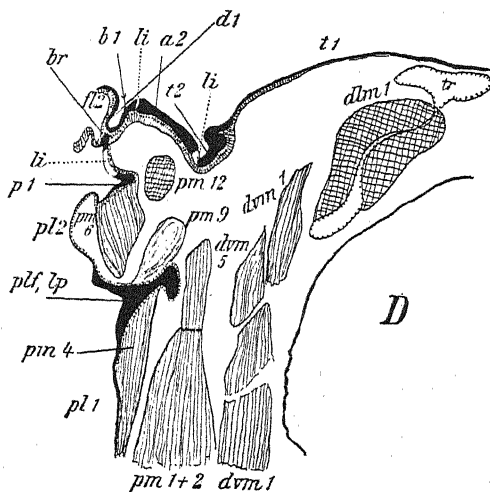
Textfig. 5.

Querschnitt 4: *ta*, der Tergalfortsatz der hinteren Analgelenkplatte *a2* zeigt in tiefer Einfaltung medial den Ansatz des Sporns *s*, an welchem *pm12* ansetzt; den Ansatz von *pm12* am andern, dem vorderen Ende vgl. Querschnitt 8, Fig. 9.



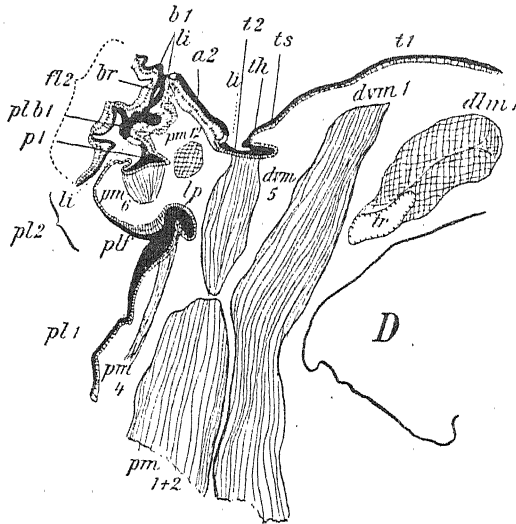
Textfig. 6.

Querschnitt 5: Bezüglich *th* und *ts* vgl. Querschnitt 7. Die mit *Tr*₁ bezeichneten Tracheen drängen sich dicht aneinander gelagert zwischen die beiden Muskeln *dvm*₁ und *dvm*₅, beide voneinander trennend. Die hier getroffene Stelle ist jene Zone, in welcher sich die beiden Muskeln dicht aneinander lagern, so daß nur noch der untere, medianseitige Teil dem *dvm*₁ angehört.



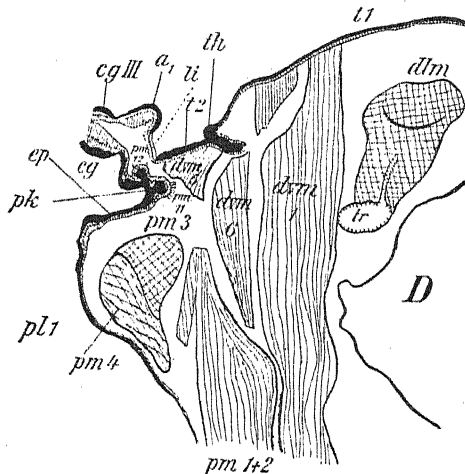
Textfig. 7.

Querschnitt 6: *br*, zu dieser hintersten Querbrücke im Mittelgelenkstück *b*₁, vgl. außer Textfig. 1 noch die Fig. 10, Taf. XVI: *li*: das Ligament oberhalb *p*₁ leitet zu dem an seinem hinteren Ende selbst ligamentösen Pleuralbalken *a*—*a*₂ des Mittelgelenkstücks *b*₁ (vgl. Fig. 4 und 10b, Taf. XV u. XVI).



Textfig. 8.

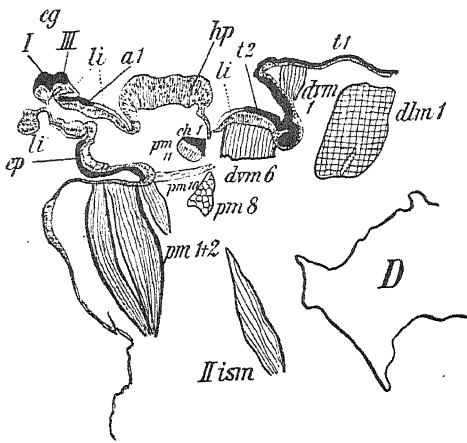
Querschnitt 7: Der Tergalhebel *th* erscheint hier nicht so abgesetzt, wie auf dem Schema Textfig. 1, wo der Tergalspalt *ts*, der eine feinere, elastische Chitinstrecke, distal nur eine ganz dünne Haut, aber kein Ligament etwa ist, auch basal noch scharf angedeutet ist; daß dies auf dem Querschnitt nicht so scharf hervortritt, liegt wohl an der individuellen Verschiedenheit der je genau wiedergegebenen Originalvorlagen, sowie auch wohl daran, daß der Schnitt doch noch etwas schräger und somit mehr vor dem Vorderende von *ts* liegt, als es in Textfig. 1 angedeutet ist (vgl. auch Querschnitt 5). *li*: vgl. bei Querschnitt 6. *br*, zu dieser mittleren Querbrücke des Mittelgelenkstückes *b1* vgl. die Fig. 10, Taf. XVI (spezielle Teilfiguren). *plb1* der mit *p1* durch das Ligament *li* verbundene hintere Pleuralbalken *a—u1* von *b1* (vgl. Fig. 10b, Taf. XVI).



Textfig. 9.

Querschnitt 8: *pm12* (beginnend in Querschnitt 4) endet hier vorn, oben am Pleuralgelenkkopf *pk*, an welchem unterhalb der *pm11* nach vorn ziehend beginnt; *th*, Ursprungsstelle des Tergalhebels.

eines Ligaments (Textfig. 9) mit der vorderen Tergalplatte a_1 verbunden, auch diese und zumal, unter Wölbung der Platte in der Längsachse, ihr distales Ende, somit auch wiederum das dem letzteren aufgelagerte Costalgelenk (cg) nach unten und innen. Zwei Querschnitte 8 und 9 (Textfig. 9 und 10, vgl. Taf. XV, Fig. 3, 4) zeigen die verbindenden Ligamente und die Lagebeziehungen der vorderen Tergalplatte a_1 . Das Vorderende der also in der Längsachse gebogenen, vorderen Tergalplatte a_1 nähert sich dem Pleuralgelenkkopf (pl). Wie sehr sich nunmehr das Präscutum (t_2) dem letzteren genähert hat, zeigt der Querschnitt 8 bei entfaltetem Flügel



Textfig. 10.

Querschnitt 9 (Kombination aus drei Schnitten): a_1 , vorderstes, mit dem Costalgelenk cg (I + III) ligamentös verbundenes Ende der vorderen Tergalplatte.

(Textfig. 9); das Costalgelenk erscheint aus der Flügelgelenkhöhle (bei \times) (Textfig. 11) gleichsam herausgedrückt. Den die Wirkung veranschaulichenden Verlauf des zehnten Pleuralmuskels pm_{10} (57) zeigen die Querschnitte 9 und 10; durch die durch pm_{10} vollzogene Annäherung des Unterrandes der Episternalgelenkplatte (ep) an das Tergit (t) wird die episternale Flügelgelenkhöhle vertieft.

Die gegen den Pleuralgelenkkopf und die Stelle des vorderen Zusammentreffens des Mittelgelenkstücks (b_1) mit der mittleren Tergalplatte a_2 gerichteten Bewegungserscheinungen im Costalgelenk erklären den kräftigen Bau des ganzen Bezirks (vgl. Skelettbeschreibung). Der Gesamterfolg ist hierbei der, daß das Costalgelenk nach abwärts gezogen wird um einen ideellen Drehungspunkt, jenseits dessen das distale Ende der Costalader, also der freie Flügel, nach vorn geführt und aufwärts gehoben wird, so daß die vordem seitlich weisende Kantenlinie nach oben zu liegen kommt, d. h. die Ader ein wenig gedreht wird. Die hierzu gemachten Experimente ergaben zwar eine schnelle und leichte, aber noch nicht genügende Spreizung des Flügels; dies vollendet sich erst in der folgenden Stufe.

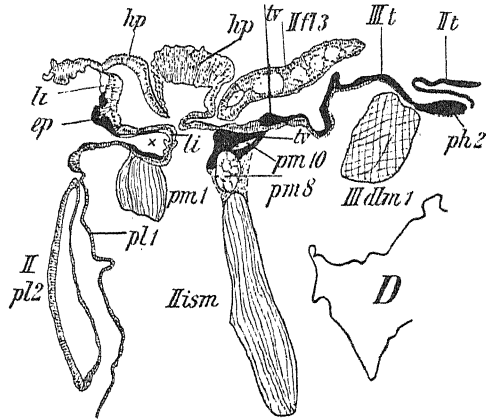
Merkwürdig erscheint es, daß die vordere Tergalplatte a_1 ein

rein passiver Gelenkteil ist, obwohl ein an ihrem Vorderende ansetzender Muskel den Gelenkmechanismus wesentlich vereinfachen könnte; er erscheint, wie so manche Chitintteile, als ein ruhender, innerhalb zahlreicher Bewegungserscheinungen Widerstand bietender, daher fester Faltenbezirk.

Zweite Unterstufe: Der Flügel wird vollends ausgebreitet und der Analfächer mäßig gespannt (vgl. Taf. XV, Fig. 3). Wirkung der scheinbaren Pleuralmuskeln $pm_{1,2,3}$, der Expansoren 2, 3, 5 in Tabelle: II, vermittelt durch die Episternalgelenkplatte (ep).

Die Stellung der Episternalgelenkplatte (ep) (vgl. Taf. XV, Fig. 4) ist eine eigentümliche geworden; durch Annäherung von Tergit und Pleuren und durch das hinabgedrückte Costalgelenk (cg) ist sie als feste Grenze des vorderen Gelenkbezirks vor die vordere Tergalplatte a_1 , ihre obere Vorderecke etwas nach oben und medialwärts getreten (Textfigur 10, 11). Indem die

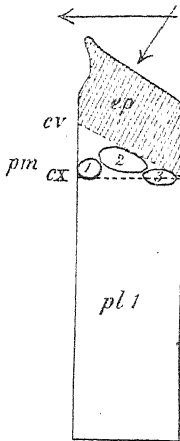
am eingebogenen, oberen Episternalrand (pl_1) ansetzenden Seitenmuskeln die Gelenkhöhle weiter vertiefen (Textfig. 10) und vor dem, im Mittelgelenkstück (b_1) gegebenen, Unterstützungspunkt angreifen, wird eine ähnliche Wirkung erzielt, wie in der vorigen Stufe. Von den drei Muskeln ist die Wirksamkeit des am meisten einwärts angreifenden Muskels pm_2 ohne Zweifel die größte. Der also einwärts und abwärts gebogene, widerstandskräftige Chitinrand des Episternum zieht hierbei die anschließende Episternalgelenkplatte nach unten und zwar in ungleicher Weise, indem die hintere Ecke, die ihres Zusammentreffens mit der Pleuralleiste (lp), stabil bleibt, die vordere, mit dem episternalen pl_1 -Vorderwinkel zugleich verlängerte, medialwärts gerichtete, untere Ecke (vgl. Fig. 4 und 5, Taf. XV) jedoch stark nach abwärts gezogen wird.



Textfig. 11.

Querschnitt 10: lv , die Präsegmentallamelle wurde lateral andeutungsweise erweitert, um den erst später, weiter vorn an ihr erfolgenden Ansatz von pm_8 , pm_{10} und $IIism$ zu zeigen. \times , die episternale Flügelenkchöhle; $IIpl_2$, Hinterrand des Elytron (Anallappen); III , Metatergit; II , Mesotergit; $IIpl_2$, Hinterrandsfalte des mesothorakalen Epimerons; ph_2 , Ursprung des Deutophragma. » lv « oben ist irrtümlich und muß » lv_2 « heißen.

Das Experiment mit einem Kartonblatt (Textfig. 12) veranschaulicht diese Bewegung: Knickt man ein das Episternum darstellendes Kartonblatt von verlängert rechteckiger Form, aber mit einem spitzen oberen Vorderwinkel, an seinem oberen Ende in zwei sich am Hinterrande



Textfig. 12 (Taf. XV, Fig. 5). Schematische Ansicht des metathorakalen Episternum (pl_1) mit der Episternalgelenkplatte ep , um deren Mechanismus und den Ansatz der $pm_{1, 2, 3}$ »Flanken«muskeln zu zeigen. cv , konkave Faltenlinie; cx , konvexe Faltenlinie. Die Pfeile deuten die Bewegungsrichtung des Teiles ep bei Kontraktion der in ihren Ansatzstellen bezeichneten drei Muskeln an.

spitzwinkelig treffenden Querlinien, deren obere, schräge konkav (cv), deren untere, zu den Längsseiten senkrechte konvex (cx) ist, so stellt von den beiden so entstandenen oberen Abschnitten der oberste parallelogrammförmige (ep) die Episternalgelenkplatte und der kleinere untere, rechtwinklig-dreieckige das umgebogene, obere Episternalende (von pl_1) vor, welches mit den drei Seitenmuskeln $pm_{1, 2, 3}$ besetzt ist. Auch hieraus läßt sich, wie das Experiment am Präparat zeigt, leicht ersehen, daß der obere Vorderwinkel der Episternalplatte in den durch die Pfeile angedeuteten Richtungen nach vorn und unten geführt wird. Der experimentelle Versuch zeigt nun weiter:

Der mit der Unterkante des Costalgelenks (cg) durch ein sehr kräftiges Ligament verbundene (Querschnitt 9 und 10) obere Vorderwinkel der Episternalgelenkplatte ep zieht die Unterkante des ersteren nach vorn, so daß sie nach vorn weist und die vordem in Stufe 1 seitlich weisende Oberfläche der Costal-Radialader I + III nun völlig nach oben zu liegen kommt; der Flügel ist nunmehr völlig entfaltet und gespannt.

Da dieser Mechanismus möglicherweise noch eine zweite Bedeutung (S. 665, 2 und S. 690 f.) hat, so ist für die besprochene erste Bedeutung folgendes hervorzuheben:

Die vorbeschriebenen Stufen b und c, 1 sind Vorbedingung für diese (Stufe c, 2): Wirkung der Expansoren und Protractoren.

Das distale Ende der Tergalplatte a_1 ist mit dem oberen Vorderwinkel der Episternalgelenkplatte nicht ligamentös, sondern durch feine Häute verbunden (vgl. Querschnitt 9).

Das distale Ende der vorderen Tergalplatte, welches demnach

nicht nach vorn gezogen werden kann, muß in der Richtung auf den Pleuralgelenkkopf *pk*, also nach hinten, gebogen sein.

Es entsteht dadurch im unteren Teil des Costalgelenks eine Zugwirkung antagonistisch zu der nach hinten dem Zuge der vorderen Tergalplatte (*a*₁) folgenden Oberseite der Costalgelenkbasis.

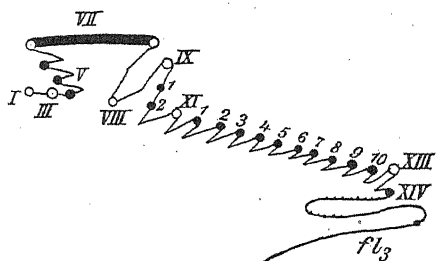
Diese den Flügel ausbreitende Bewegung ist ausgiebig und geht leicht von statten, wie das Experiment zeigt.

Aus dieser Funktion ist auch die Ausrandung und kräftige Ausbildung der verbogenen Episternalgelenkplatte (*ep*) leicht verständlich.

B₁. Die Lage des ausgebreiteten Flügels.

Wie die Lagerungsverhältnisse bei ausgebreitetem Flügel sich gestalten, geht aus der Beschreibung des Flügels S. 318, den Fig. 3 und 4 der Taf. XV und der Querschnittserie Textfig. 2—11 hervor. Letztere zeigt hierfür:

- 1) Die Annäherung des Präscutum *t*₂ an den Pleuralgelenkkopf (*pk*), Querschnitt 8, Textfig. 9.
- 2) Das aus der Gelenkhöhle (×) herausgetretene (Fig. 10) Costalgelenk (*cg*), Querschnitt 8, Textfig. 9.
- 3) Die Lagerungsverhältnisse des distalen Endes der vorderen Tergalplatte *a*₁ zur Episternalgelenkplatte *ep*, Querschnitt 8 und 9, Textfig. 9, 10.



Textfig. 13.

Schematischer Querschnitt durch die Flügel-faltung (Hinterflügel). (Hierzu vgl. Fig. 3 und 6 auf Taf. XV.) Schnitt etwa auf der Höhe des ersten Abdominalsegments. Die Konkavadern VIII und XIV sind bezeichnet. Im übrigen sind nur die Konvexadern gezeichnet, von denen die Hauptstrahlen im Querschnitt nicht ausgefüllt, die Nebenstrahlen, sowie die V Adern schwarz ausgefüllt sind. I—VIII, Costalfeld *fl*₁; VIII bis XIV, Analfächer *fl*₂; *fl*₃, Anallappen.

- 4) Die durch die Wirkung der kontrahierten *III pm*_{1,2,3} vertiefte, episternale Flügelgelenkhöhle (×), Querschnitt 9 u. 10, Textfig. 10, 11. Alles dies zeigt, wie das Costalgelenk seitlich und nach vorn aus der Gelenkhöhle heraustreten muß, wenn die Expansoren wirken.
- 5) Die vordere Tergalplatte *a*₁ endet vorn früher als die Episternalgelenkplatte (*ep*), (vgl. Querschnitt 9 mit 10, Textfig. 10, 11), so daß das nach hinten geführte distale Ende der ersteren an dem oberen Rande der letzteren abwärts, gewissermaßen entlang

gleitet (vgl. auch Taf. XV, Fig. 4 *x*) und derart die Drehung des Costalgelenks nach vorn, wie beschrieben ist, sichert.

- 6) Die Ligamentverbindung der müthenförmigen Sehne (cl_1) des Muskels pm_{11} mit dem Präscutum (t_2) und dem Vorderende der vorderen Tergalplatte (a_1), Querschnitt 9, Textfig. 10.

Soviel über die zur Ausbreitung des Flügels wirksamen und besonders wichtigen, mechanischen Faktoren.

Der durch sie ausgebreitete Flügel (Textfig. 13) zeigt den durch die tiefe Konkavfalte der VIII. Ader auffallenden Gegensatz zwischen Costalfeld (fl_1) und Analfeld (fl_2). Der Analfächer tritt hierbei nach oben bauschartig und faltenreich vor; seine Glättung ist dem lebenden Tier kaum möglich. Dadurch charakterisiert sich der Analfächer als vorzüglicher Fallschirm, in welchem sich eine größere Menge Luft fangen kann. Unter der vorläufigen Annahme, daß das Costalfeld stabil bleibt, ist nun die völlig unabhängige Bewegung des durch das feste Mittelgelenkstück b_1 in mechanischer Hinsicht isolierten Analfeldes zu betrachten.

B₂. Die Bewegung des ausgebreiteten Flügels

zerfällt in zwei weitere, unterschiedliche Stufen:

d. **Vierte Stufe.** Die nach abwärts gerichtete Flatterbewegung des Flügels, als Folge der Wirkung der direkt wirkenden epimeralen Flügelmuskeln pm_6 und pm_7 , der direkten Depressoren (Tabelle: IV, S. 650).

Beide Muskeln ziehen die epimeralen Platten (p_1 und p_2) unter Vertiefung der Gelenkhöhle abwärts, pm_6 in gerader, pm_7 in nach vorn schräg abwärts gerichteter Zugwirkung; der Flügel klappt nach unten, indem die hintere Epimeralgelenkplatte (p_2) durch eine ligamentartige Verbindung (Querschnitt 1, Textfig. 2) den Analgelenkkopf ak abwärts zieht, die vordere Epimeralgelenkplatte (p_1) durch ein Ligament den hinteren Pleuralbalken (Fig. 10, $a-a_2$, Taf. XVI) des Mittelgelenkstückes b_1 abwärts zieht (Querschnitt 6, 7, Textfig. 7, 8). Das Experiment nun zeigt, daß bei ausgebreitetem Flügel das Mittelgelenkstück diesem Zuge zu folgen vermag, demnach in der durch sein Zusammentreffen mit dem Pleuralgelenkkopf pk gekennzeichneten Längsachse, gegen letzteren gestemmt, gedreht wird und somit seine lateral-abwärts gerichtete Bewegung auch dem Costalfelde (fl_1) des Flügels mitteilt.

Die Querschnitte 1 und 2, Textfig. 2 und 3 zeigen den Muskel

pm_7 , bzw. die hintere Epimeralplatte (p_2); die Querschnitte 2—7 (Textfig. 3—8) den kräftigen sechsten »Pleural«-Muskel pm_6 und die lange vordere Epimeralplatte (p_1) (vgl. Schnittlinien in Textfig. 1); Querschnitt 1, Textfig. 2 zeigt außerdem, daß eine mechanische Beeinflussung des Hüftendes durch pm_6 (vgl. S. 386, 396) zum mindesten sehr gering ist.

Der hinteren Tergalplatte a_3 kommt bei der Bewegung des Analgelenks (vgl. Querschnitt 1, Textfig. 2) die Rolle einer widerstandsfähigen Führungsplatte zu. Die Amplitude des Herunterschlagens des Flügels durch die direkt wirkenden Flugmuskeln ist natürlich am stärksten im Analfelde; wie groß dieselbe im Costalgelenk und bezüglich der vereinigten Costal- (*I*) und Radialader (*III*) ist, konnte nicht festgestellt werden, da die Versuche am lebenden Tiere keine genauen Anhaltspunkte geben, und die Experimente mit den Präparaten zu der nicht wahrscheinlichen Auffassung führten, daß das Costalgelenk in diesem Sinne untätig bleibt.

e. **Fünfte Stufe.** Die Regulation der Spannungsverhältnisse des Analfächers durch die hintere Analgelenkplatte (d_2) und den Muskel tensor analis pm_{12} (59). Tabelle: III.

Das eigentliche Analgelenk (Taf. XV, Fig. 3, Textfig. 2) ist nicht nur in soeben genanntem Sinne beweglich, sondern vermag infolge der nur schmalen, aber festen Verbindung (zwischen Querschnitt 4, 5) mit dem Hinterrand des Mittelgelenkstückes (b_1) um diesen Treffpunkt nicht nur etwas abwärts, sondern in der horizontalen Ebene auch medianwärts-vorwärts gezogen werden; dies geschieht durch den Eintritt des Tergalfortsatzes ta in die Gelenkhaut zwischen der mittleren (a_2) und hinteren (a_3) Tergalplatte, wobei diese beiden Stücke wiederum regulatorisch wirken, und wobei der Tergalfortsatz sogar etwas unter die mittlere Tergalplatte (a_2) gezogen wird, vgl. Querschnitt 3, 4, Textfig. 4, 5.

Indem somit durch den Muskel das Analgelenk einwärts gedreht und außen-seitlich gehoben wird, wird der Analfächer noch besonders gespannt, ohne jedoch auch dann eine glatte Fläche darzustellen.

Die Vorwärtsbewegung des Analfeldes (f_2) durch diesen Muskel um die Hinterkante des stabilen Mittelgelenks als Widerlager ist ein Gegenstück zu der Bewegung des Costalfeldes f_1 nach hinten um den Vorderrand desselben Widerlagers (b_1).

f. **Sechste Stufe;** sie bedeutet hier, falls der *III dlm*₁ wirksam wäre, die Rückkehr zur Ruhelage, hat aber bereits bei Locustiden und Acridiern die Bedeutung einer aktiven Flugbewegung (Herab-

schlagen des Flügels nach hinten), welche einer Modifikationsbewegung der Bewegung nach unten im Sinne der Ruhelage entspricht (S. 689).

C. Die Rückkehr des entfalteten Flügels zur Ruhelage.

Da eine Funktion des seiner Stellung nach den Zusammenschnürern (constrictores) des Thorax, den Expansoren und insbesondere den Elevatoren des Flügels antagonistischen dorsalen Längsmuskels, des *Musc. metanoti* 1, ausgeschlossen erscheint, daher eine bei anderen Insekten so bedeutend werdende Wirkung eines indirekt wirkenden Depressor, der die Flügel, insbesondere das Costalfeld nach unten und hinten herabschlägt, nicht statthat, so erfolgt die Ruhelage des Flügels durch die allgemeine Elastizität jener Elemente, deren Widerstände bei der Ausbreitung des Flügels zu überwinden waren, und welche bei Nachlassen der Dorsoventralmuskeltzüge usw. zur freien Geltung kommen. Diese die Ruhelage herbeiführenden elastischen Faktoren sind:

- 1) Die Spannungsverhältnisse im Scutum, welche die Konvexität des Tergits zu erhalten bestrebt sind und die Wirkung des seitlichen Tergalhebels (*th*) aufheben, durch Erhöhung des seitlichen Tergalrandes.
- 2) Das im Verbindungssteg der *IX.* mit der *XIII.* Analader befindliche scharnierartige Gelenk (vgl. Beschreibung S. 322), welches in konvexer Falte den den Analfächer spannenden Rahmen zusammenklappt, so daß des letzteren beide Schenkel, die *IX.* und *XIII.* Ader, sich zusammenlegen (Taf. XV, Fig. 3, Taf. XXIV, Fig. 2).
- 3) Die Elastizität des starren Faltenbezirks der vorderen und hinteren Analgelenkplatte (d_1 und d_2), welche eine konkave, die Flügelbasis über den Rücken legende und umkippende Falte bedingen.
- 4) Die vordere Tergalplatte a_1 .
- 5) Die Verbindung des dorsalen Teils des Costalgelenks *cg*, d. h. der *III.* Ader mit dem Mittelgelenkstück b_1 , welche den Eintritt des Costalgelenks (*ck*) in die Mittelgelenkhöhle (*mh*) herbeiführt.
- 6) Die Episternalgelenkplatte (*ep*) und das Oberende des Episternum.

Daß außerdem noch Muskeln für die Ruhelage des Flügels bedeutsam sind, machen die experimentellen Untersuchungen nicht unwahrscheinlich:

- 1) Es ist die Lage des *pm*₁₂ geeignet zu verhindern, daß das gefaltete, dem Rücken aufgelagerte Flügelpaket sich vom Rücken

abhebt; der Muskel kommt also der soeben unter 3 erwähnten Elastizität zu Hilfe (vgl. Taf. XXIV, Fig. 1 und 2).

2) Es ist folgendes hervorzuheben:

Es wurde für die pleuralen Expansoren (Stufe c, 2) und die direkt wirkenden Flügelsenker (Stufe 4) gezeigt, daß sie nach vorhergehender Druckwirkung des Tergalhebels *th* sich an der Ausbreitung, bzw. Flugbewegung des Flügels beteiligen (vgl. AMANS 1885, S. 184 »Dorsal«, Abs. 3; S. 690).

Es ist höchst wahrscheinlich, daß sie, ohne vorhergehende Druckwirkung des Tergalhebels, die Ruhelage des Flügels zu sichern vermögen, falls dieselbe durch äußere Eingriffe etwa gestört würde. In beiden Fällen beruht ihre Wirkung in der Vertiefung der Gelenkhöhle; in dieser ist ja in der Ruhelage die Costal-Radialader (*I* und *III*. d. h. *cg*) geborgen, deren Heraus-treten im letzteren Falle durch das Ausbleiben einer Wirkung des Tergalhebels verhindert ist. Wie sehr die Ruhelage des Costalgelenks in der Mittelgelenkhöhle gesichert ist, zeigt der leichte Bruch der Costalader am Costalgelenk, wenn man den Flügel ohne vorhergehendes Hinabdrücken des Tergalhebels entfalten will.

Es ist wohl nicht mehr nötig, die Gründe hierfür im einzelnen wiederholend anzugeben.

Elastische Bänder, wie sie für andere Formen von GRABER und v. LENDENFELD beschrieben sind, fehlen.

Im übrigen verweise ich auf die übereinstimmende Faltungsweise bei Blattiden (SAUSSURE), wobei besonders die Beschreibung der Mechanik des Costalfeldes und das Emporheben der bande anale, *VII*. Ader, beachtenswert ist (vgl. auch S. 319, 651).

3. Schema der Flügelmechanik.

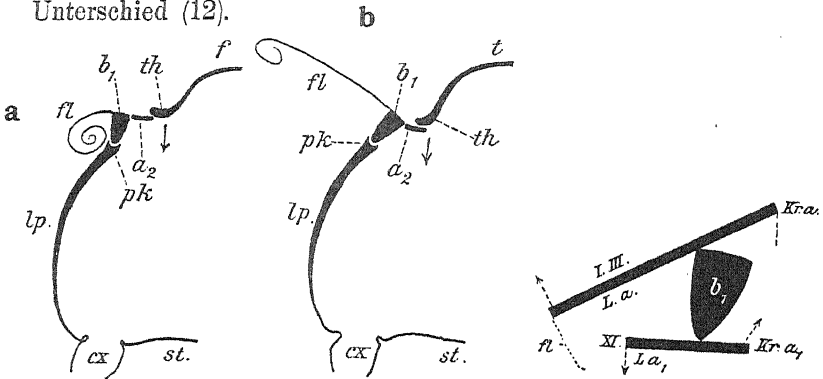
Versucht man die Summe der Einzelercheinungen auf einen schematischen, einfachen Ausdruck zurückzuführen, so ist folgendes zusammenfassend zu sagen:

Die Entfaltung des Flügels zerfällt in zwei Einzelstufen [2. (b) und 3. (c)]: vgl. Textfig. 14 und 15.

a. Erstere (Stufe 2, Textfig. 14), die Emporhebung des noch nicht entfalteten Flügels läßt sich durch das Schema eines zweiar-migen, in vertikaler Ebene bewegten Hebels, wie es GRABER (1877, S. 207 und Fig. 132) an einem Schema allgemein für Insekten angibt, veranschaulichen. Der proximal vom Unterstützungspunkte und der Drehungsachse (Pleuralgelenk [*ph*] und Mittelgelenkstück [*b₁*])

am Kraftarme des Hebels (mittlere Tergalplatte [a_2]) angreifende Druck der durch den Tergalhebel (th) indirekt wirkenden Muskeln hebt den Lastarm, d. i. den gefalteten Flügel.

Im Unterschied vom Schema GRABERS ai ist der Muskelzug also kein direkter nach unten; prinzipiell ist im übrigen kein Unterschied (12).



Textfig. 14a und b (Schema a).

Textfig. 15 (Schema b).

Fig. 14a u. b. Darstellung der Flügelmechanik bezüglich des Mittelgelenkstücks b_1 ; senkrechte Kraftwirkungen. Schematische Querschnitte durch den Thorax (links), vgl. Querschnittserie, Textfig. 6 und 8. Fig. 14a. Der Flügel in Ruhelage und gefaltet. Fig. 14b. Der durch den Tergalhebel th auf die mittlere Tergalplatte a_2 und über b_1 gegen den Pleuralgelenkkopf pk (lp) ausgeübte Druck veranlaßt die Hebung des Flügels fl , wonach die Entfaltung durch die Expansoren beginnen kann. t , Tergit; st , Sternit. Fig. 15. Die an den in vorhergehendem Schema dargestellten Vorgang anknüpfenden, um das Mittelgelenkstück schräg abwärts wirkenden Kräfte, welche zur völligen Ausbreitung des Flügels fl (Pfeilrichtung) führen. Zwei Hebelarme: I, III, Costalfeldhebel; XI, Analfeldhebel; $Kr.a$, Kraftarm;

Lu , Lastarm. (Weitere Erklärung siehe im Text.)

b. Zweite (Stufe 3) Textfig. 15: Der Flügel ist zunächst noch nicht ausgebreitet: Die hierzu stattfindenden Bewegungen sind zweifache und lassen sich durch das Schema zweier, etwa in der horizontalen Ebene bewegter, zweiarmiger Hebel darstellen.

b, 1. Die erstere Bewegung, die Wirkung der Expansoren, S. 653, Stufe c, 1 und c, 2, ist die wichtigste; die beiden Teilfunktionen, in welche sie zerfällt, mögen im Schema vereinigt werden. Sie ist eine Summe von Bewegungen der zahlreichen, indirekt wirkenden Flugmuskeln vor dem Mittelgelenkstück und läßt sich darstellen durch einen Hebel (= vereinigte Costal- I und Radialader III), dessen proximal vom Unterstützungspunkt (der Drehungsachse) — d. i. dem lateralen Vorderwinkel des Mittelgelenkstücks (b_1) — befindlicher Kraftarm $Kr.a$, = Costalgelenk (cg) + vordere Tergalplatte (a_1), durch die indirekt wirkende Muskulatur nach hinten (und unten) gezogen wird, so daß der Lastarm $L.a$, der Flügel, insbesondere das Costalfeld fl_1 , nach vorn geführt wird.

b, 2. Die zweite Bewegung ist von untergeordneter, spezieller Bedeutung. Sie besteht (vgl. Stufe 5, S. 663) in einer Wirkung des direkten Flügelmuskels pm_{12} hinter dem Mittelgelenkstück und bedeutet schematisch die Bewegung eines zweiarmigen Hebels (XI. Ader), dessen Kraftarm $Kr.a_1$, Tergalfortsatz (ta) der Analgelenkplatte (d_2), proximal vom Unterstützungspunkt, d. h. = dem Hinterrande des Mittelgelenkstückes, in einem dem Costalgelenk entgegengesetzten Sinne, nämlich nach vorn (und unten), gezogen wird, so daß der Lastarm La_1 , jenem gleichfalls entgegengesetzt, nach hinten geführt wird.

Die Lastarme beider Hebel divergieren also von einer Linie aus, welche, in Übereinstimmung mit dem morphologischen Ergebnis (vgl. S. 320 f.), durch die konkave VIII. Ader und das Mittelgelenkstück b_1 zu legen ist.

Diese beiden Hebel sind im Schema GRABERS, welches ja einen stets ausgebreiteten Flügel voraussetzt, nicht angegeben; da sie aber, selbst nicht streng horizontal bewegt, als vordere bzw. hintere Modifikation desselben einen Hebels aufgefaßt werden können, leicht auf jenes Schema GRABERS zu beziehen. Es ist dann jedoch auch hier zu betonen, daß die am Kraftarm $Kr.a$ wirksame Muskulatur nur indirekt angreift (12).

c. Völlige Übereinstimmung mit dem Schema GRABERS (Kd) ergibt die Bewegung der direkten Depressoren, der direkt wirkenden Flügel-senker; sie greifen gleichfalls am Lastarm La_1 des soeben (unter b_2) und des unter a beschriebenen, vertikal bewegten Hebels an, wie in Stufe 4 ausgeführt ist (vgl. pm_6 in Textfig. 3 u. II. Teil: Textfig. 14).

Die bei AMANS enthaltene schematische Anschauung der Mechanik wird später besprochen werden, unter II, d, S. 688.

4. Der Flug.

Es ist nunmehr das aus den Experimenten im einzelnen bekannt gewordene Nebeneinander der mechanischen Einzelwirkungen zu einem einheitlichen Bilde der Flügel- und etwaigen Flugbewegung zusammenzuordnen; bei der Unmöglichkeit diesen Zusammenhang direkt experimentell zu studieren, müssen die Vergleiche mit andern Insekten ergänzend hinzukommen.

In der Voraussetzung, daß bei *Locusta viridissima*, in Anbetracht der Übereinstimmung in der allgemeinen Organisation mit dem Rückbildungserscheinungen zeigenden *Gryllus domesticus*, der Flügelmechanismus, wenn auch vielleicht vereinfacht und daher zu größeren

Flugleistungen befähigt, so doch im Prinzip die bei *Gryllus* studierten Teilmechanismen tätig zeigt, wurden die folgenden Tatsachen durch Experimente festgestellt. Im Vergleich mit den anatomisch bekannten Dingen ergibt sich dann folgendes Bild der Flugbewegung:

Unter Fluginstinkt ist die Eigenschaft zu verstehen, welche, abgesehen vom willkürlichen Gebrauch der Flügel, das Tier zur Ausbreitung der Flügel veranlaßt, sobald es den Boden unter den Füßen verliert; er kann einen verschiedenen Grad der Ausbildung erreichen.

Der Fluginstinkt ist bei *Locusta viridissima* gut ausgebildet, die Flugfähigkeit wird jedoch freiwillig selten und im allgemeinen nur bei Sprungbewegungen angewandt. Der Flug ist ein plumpes, schwerfälliges Flattern, welches dem Tier Anstrengung und baldige Ermüdung verursacht.

a. Man kann dies studieren, wenn man das Tier in einer losen Fadenschlinge, welche die Gelenke nicht behindert und unten hinter die Vorderbeine oder Mittelbeine, oben hinter das Halsschild gelegt ist, aufhängt; das Tier beginnt sofort mit den Flatterbewegungen, welche durch Schwingenlassen des Fadens und Anblasen gesteigert und immer wieder von neuem veranlaßt werden können, bis das Tier ermüdet und nur noch die leichter zu bewegenden, nicht der Ausbreitung bedürftenden, Deckflügel bewegt.

b. Wirft man das Tier hoch in die Luft, so senkt es sich in mehr oder minder abschüssiger Richtung unter schnellen Flatterbewegungen herab; daß es sich mittels der Flügel höher in die Luft zu erheben vermag, gelang mir nicht zu beobachten. Wenn auch WANKEL (1871) einen solchen Fall angibt, so besteht dennoch vielleicht ein, wenn auch nicht scharfer Gegensatz zu den auch freiwilliger von ihrer leichten Flugbewegung Gebrauch machenden Acridiern. Die Flatterbewegungen sind kaum als Flug zu bezeichnen, und es ist mir keine Locustide oder Gryllide bekannt, welche freiwillig und »frei« fliegt (vgl. Abbildung 3 bei POUGADE, 1884, Taf. VIII, *Locusta*) (1).

c. Beim Sprunge der *Locusta viridissima* geschehen zahlreiche Flügelschläge, so daß der Flügel hier nicht allein ein stehender Fallschirm ist, sondern zu bewegtem Flugorgan vervollkommen ist.

d. In Übereinstimmung mit den Untersuchungen CHABRIERS läßt sich auch für *Locusta* eine aktive Bedeutung der Deckflügel für die Flugbewegung feststellen, während ihnen z. B. bei Käfern nur noch eine passive Hilfsbedeutung zukommt (Versuche mittels Durchschneiden der Hinterflügeladern bei *Locusta*). *Locusta* vermag in

der unter b beschriebenen Weise mit dem Vorderflügelpaar ebenso zu flattern und den Fall abzuschwächen, wie mit den Hinterflügeln; zum richtigen Fluge mögen die Deckflügel vielleicht nicht ausreichen, vgl. AMANS, S. 67, Abs. 2 des Kap. »Comparaison . . . usw.«.

Die Beobachtung der einzelnen Flügelschläge zeigt nun zweierlei:

1) Trennt man die Costal- (I) Radial- (III) Ader und die Analadern IX, XIII basal durch, so zeigt der Flügel zwar keine Fähigkeit mehr sich zu spreizen, wohl aber eine in einem Heben und Senken bestehende Zitterbewegung (Experiment am hängenden Faden).

Für diese Bewegung möchte ich Muskeln verantwortlich machen, welche den scutalen Dorsoventralmuskeln bei *Gryllus* entsprechen und dort den Druck des Tergalhebels *th* veranlassen, vgl. die Stufe 2 (S. 652). Hindert man diese Bewegung, indem man mittels eines Seidenfadens die Brust zusammenschnürt (2), so wird eben durch die Erhaltung der Konvexität des Tergits in der Richtung der Längsachse, im Sinne des dorsalen Längsmuskels, die Wirkung jener Muskeln aufgehoben.

Der Seidenfaden wurde mehrmals um den Hinterrand des Metathorax geschlungen und sowohl vor das Metasternum als auch vor die Mittel- und Vorderbeine durchgelegt. Es wurde dadurch die Bewegung des Deckflügels, welche, wie wir sehen werden, nicht eines dem Drucke des seitlichen Tergalhebels analogen besonderen Vorgangs bedarf und unabhängig von der scutalen Wölbung geschieht, nicht gehindert.

Dieser Versuch bestätigt einen Teil der von CHABRIER besprochenen Vorbedingungen des Fluges (3).

Außerdem ist der unverletzte Flügel, wie der Versuch am hängenden Faden zeigt, befähigt, in einer mäßigen Spreizung eine Zeitlang erhalten zu werden. Für diese Bewegung sind Muskeln in Anspruch zu nehmen, welche den präscutalen (t_2) und andern, in Stufe 3, 1 (S. 653) beschriebenen Muskeln entsprechen. Da die theoretische Betrachtung von *Gryllus* zu gleichen Resultaten führte, wie sie bei *Locusta* zu beobachten sind, so halte ich diese Exemplifizierung für berechtigt. Die Betrachtung des Deckflügels wird dies bestätigen.

2) Reizt man nun die in der Fadenschlinge hängende *Locusta* zum Flattern an, so beobachtet man zweierlei:

a. Die Costal-Radialader wird nach vorwärts geschneilt, der Fächer gespreizt, was dem für *Gryllus* in Stufe 3 betrachteten Verhalten analog ist.

b. Der gesamte Flügel wird nach unten geschlagen, was zunächst den bei *Gryllus* in Stufe 4 angegebenen Faktoren zuzuschreiben ist.

Da aber außerdem der dorsale Längsmuskel bei *Locusta* vorzüglich ausgebildet ist, und sowohl eine einfache Überlegung (S. 649, 664, 690), wie auch die bisherigen Angaben der Autoren zeigen, daß dieser Muskel ein Flügelsenker ist, in dem Falle, daß die Flügel ausgebreitet sind, so ist die Teilnahme dieses Muskels am Flügelschlag nach unten bei *Locusta* als gesichert anzunehmen.

Es ist dabei aber der funktionelle Unterschied dieses Flügelsenkers *dln* von den andern *pm* (S. 649, auch 650) nochmals zu betonen:

Er wirkt hauptsächlich auf das Costalfeld (fl_1) und führt dasselbe indirekt in einem der Ruhelage günstigen Sinne aktiv und kräftig nach hinten, während die direkten Senker des Analfeldes nach unten ziehen (15).

Bei *Gryllus* ist diese Bewegung s. *dln* eine rein elastische (vgl. C, S. 664).

Erst hierdurch wird hier ein kräftiger Flügelschlag erzielt, welcher den Flügel über die Bedeutung eines Fallschirmes hinausführt und welcher, wie CHABRIER ausführlich zeigt, die Vorbedingung der Flugmechanik bei höheren Insekten überhaupt mit Ausnahme der Libellen ist.

Demgegenüber zeigt *Gryllus domesticus* einen durch gewisse Rückbildungsmerkmale vereinfachten, wenn man will, primären, Zustand; der Flügel kommt über den Zustand eines plumpen Gelenkfaltensystems mit der Bedeutung eines wenig aktiven Fallschirmsystems nicht hinaus; namentlich die indirekt wirkende Muskulatur erscheint noch mancher Vereinfachungen fähig, durch welche erst eine einheitlichere, präzisere Muskelwirkung erreicht würde und bei *Locusta* anscheinend auch erreicht ist; die Untersuchungen für *Locusta* durch AMANS zeigen dies (vgl. S. 689 f.).

Übersicht über den Flug.

- | | |
|----------------------------|---|
| I. Ausbreitung des Flügels | { Der Flügel wird gehoben (Stufe 2). { Der Flügel wird (Costalfeld) mäßig gespreizt (Stufe 3, 1). |
| | |

Diese Bewegungen erscheinen als Vorbedingungen bei gefaltetem Flügel zur

II. Bewegung des ausgebreiteten Flügels durch verschiedene, miteinander abwechselnde, Bewegungsfaktoren.

(Der Flügel (das Costalfeld) wird nach vorn geführt (Stufe 3, 2). Der Flügel wird im Analfelde gespreizt und bewegt; direkt wirkende (Stufe 4 und 5) Muskeln; Fallschirm! Der Flügel wird im Costalfeld nach hinten bewegt; Stufe 6, bei *Gryllus* durch die Existenz des *III dlm*₁ angedeutet, aber durch elastische Bewegung der Chitintteile im Sinne der Ruhelage ersetzt; bei höheren Flugleistungen die Hauptbedingungen des aktiven Fluges.

Es ist demnach bei *Gryllus domesticus* im Hinterflügel — und prinzipiell, wie gezeigt werden wird, auch im Vorderflügel — jener von CHABRIER, SAUSSURE und AMANS hervorgehobene Gegensatz zwischen Costalfeld und Analfeld auch vom Standpunkte der Mechanik aus streng durchzuführen, da hierdurch sowohl über die Flugbewegung des Flügels der Orthopteren eine genauere Kenntnis möglich wird, als auch Gesichtspunkte zum Verständnis des Fluges der höheren Insekten gewonnen werden könnten.

Die Wichtigkeit des im Orthopterenflügel gegebenen Prinzips der Flugbewegung, welches für alle andern Insekten von grundlegender Bedeutung ist, wurde von AMANS bereits betont (1885, S. 53, oben); wir kommen hierauf zurück, S. 684 (CHABRIER), S. 686 (SAUSSURE) und S. 688 (AMANS):

Der Orthopterenflügel läßt ja noch alle Teilbewegungen der Flugmechanik in größerem Umfange zur Geltung kommen, als es die viel minutiöseren Teilvorgänge im Fluge höherer Insekten ermöglichen. Im Gegensatz zu diesen läßt sich die Kenntnis des Orthopterenfluges aus dem eingehenden Studium der Gelenkteile und der Muskulatur und deren Beziehungen zueinander leichter und ausreichend gewinnen.

Dem (vgl. AMANS S. 50 f.) vor Aufstellung von Theorien über die Physiologie des Fluges bei höheren Insekten unbedingten Erfordernis der Feststellung anatomischer Befunde, insbesondere Kenntnis der Gelenkteile zumal auch bei niederen Insekten, mit daraus folgender Darstellung primitiver Flugbewegungen, möchte ich in vorstehenden

Ableitungen der Mechanik aus der Anatomie von *Gryllus domesticus*, AMANS ergänzend, entsprochen haben (vgl. S. 345, I. Teil u. S. 509).

Der Fluginstinkt ist bei *Gryllus domesticus* wenig ausgebildet:

- 1) Es wurde nur einmal bei einem ♀ beobachtet, daß beim Säubern der Extremitäten nicht nur die Oberflügel nach Art zirpender ♂♂ bewegt, sondern auch die Unterflügel unter erheblicher Anstrengung nach vorn geführt, locker fächerförmig ausgebreitet und in dieser Stellung zum Entfernen des anhaftenden Staubes geschüttelt wurden.
- 2) Versuche an in einer lockeren Fadenschlinge aufgehängten Tieren zeigten, vielleicht nur zufällig, bei älteren ♂ und ♀ keinen Fluginstinkt. Solche Versuche mit einem unlängst zum Imago gehäuteten, sehr lebhaften ♀ Tiere ergaben erst dann zur Ausbreitung des Flügels Anlaß, nachdem das Tier zu einem Sprunge in die Luft veranlaßt war; späterhin auch durch Anblasen. Bei freiem Schwingenlassen erfolgte keine Reaktion, wodurch sich im Gegensatz zu *Locusta* eine geringe Ausbildung des Fluginstinktes zeigt.

Die Ausbreitung des Flügels war hierbei eine nur mäßige.

Es läßt sich demnach aus der Betrachtung der Anatomie und Mechanik ersehen, daß mit *Gryllus domesticus* eine nur wenig rückgebildete Vergleichsbasis von primärer Bedeutung für höhere Insektentypen gewonnen ist; hierauf werden wir im IV. Teil zurückkommen. Dort soll angedeutet werden, ob und welche der eben betrachteten Teilbewegungen späterhin in Betracht kommen.

I. b. Die Mechanik des Deckflügels.

Die Beschreibung dieser Verhältnisse kann nach den vorhergehenden Ausführungen kurz gefaßt werden, mit Betonung lediglich der abweichenden Dinge (vgl. Taf. XVI, Fig. 11, 12 und Taf. XXIV, Fig. 4).

1. Allgemeine Vorbedingungen.

Indem im Gegensatz zu den bei höheren Insekten mit weitgehenden Reduktionen erfolgenden Weiterbildungen der Flügel, — z. B. dem Deckflügel der Coleopteren —, bei *Gryllus* in der Rückbildung zum Deckflügel unter völliger Erhaltung aller homologen Gelenkteile nur räumliche Veränderungen — im Zusammenhang mit der Reduktion des Analfeldes und der flächenartigen Ausbildung desselben zu einer

soliden, einheitlichen, musikalischen Platte — stattfinden, ergibt sich eine gleiche Übersicht über die Skelettteile, wie im Metathorax:

Skelettteile:

Ruhende Stützen, Widerlager: Der Pleuralgelenkkopf pk , das Mittelgelenkstück b_1 .

Im Costalfelde f_1 : Präscutum (t_2) und eine vom Metathorax abweichende Ausbildung des oberen Endes des Episternum (pl_1), die vermittelnde vordere Tergalplatte (a_1), alles auf das Costalgelenk (f_1 , cg , ck) mechanisch wirksam.

Im Analfelde f_2 : Epimerale Gelenkplatten (p_1) (p_2 , die hintere, ist völlig rückgebildet), die regulatorische hintere Tergalplatte (a_3) und die zweiteilige Analgelenkplatte (d_1 und d_2), deren hintere (d_2) als Analgelenkkopf (ak) in der Längsrichtung des Körpers verkürzt ist, deren vorderer (d_1) nur noch die Bedeutung einer starren, elastischen konkaven Falte zukommt.

Für die Bewegung des ganzen Flügels ist wiederum die mittlere Tergalplatte (a_2) bedeutsam; der auf sie bezügliche Tergalhebel (th) fehlt und ist mechanisch durch die Einlenkung des medianseitigen Seitenfortsatzes von a_2 , der in den ausgehöhlten Rand der Tergalgelenkbucht (tb) eingreift, und die festen Ligamente ersetzt.

Die

Ligamente

sind wiederum zu berücksichtigen als Ausdruck der Bewegungsrichtungen.

Die

Flügelmuskulatur

1) (vgl. S. 646) ist durchaus homolog der metathorakalen; es ergeben sich jedoch bezüglich der mechanischen Wirksamkeit geringe Abänderungen. Ein neuer Teilmuskel vom pm_{12} ist pm_{13} ; er bezieht sich auf die im Metathorax fehlende Falte (vgl. oben S. 408).

Von den Änderungen sind hervorzuheben:

Der dritte und vierte Dorsoventralmuskel und die Tergalhebelmechanik fehlen, eine ähnliche mechanische Bedeutung gewinnt, sie ersetzend, der hier nur noch zum geringsten Teil dem Präscutum (t_2) angehörige dorsoventrale Trochantermuskel dvm_5 (76). Ein neuer Präscutalfeldmuskel ist dvm_7 (78).

Der pleurale Trochanterenmuskel ist nach vorn gerückt und erfüllt, dort als mächtigster Muskel mit Unterstützung der andern, die Aufgabe, welche im Metathorax hauptsächlich dem pm_2 zukam.

2) (Vgl. S. 647.) Die Muskeln zerfallen also in die drei Kategorien

IV. Direkte Depressores (Flexores) alae, direkt wirksame Flügel-senker, von musikalischer Bedeutung.

- 1) *Musculus lateralis sextus* (84),
- 2) *Musculus lateralis septimus* (85), rudimentär und funktionell unwichtig.

V. Indirekter Depressor alae: indirekt wirkender Zurückzieher und Senker.

- 1) *Musculus metanoti primus* (69), ist völlig bedeutungslos für den Deckflügel und hier erst recht durch die Elastizität der starren Gelenkfalten ersetzt. Er scheidet also praktisch für nachfolgende Betrachtung aus (vgl. auch unter V, S. 649).

2. Einzelheiten der Mechanik.

A. Die Ausbreitung des Deckflügels.

a. **Erste Stufe:** Die Ruhelage des Deckflügels (vgl. hierzu Taf. XVI, Fig. 11, 12 und Taf. XXIV, Fig. 4).

Der Doppelvorsprung *ck* des Costalgelenks (*cg*) ist in der Mittelgelenkhöhle *mh* geborgen (vgl. Querschnitt 8).

Das Analfeld f_2 , die Zirpplatte, liegt dem Rücken des Tieres auf, das Costalfeld f_1 hängt seitlich tief herab.

Im Gelenkbezirk zeigt die Analfeldwurzel ($aw = c_1 + c_2$) eine umgekippte Auflagerung auf das Mittelgelenkstück und die Tergalplatten a_{1-3} , so daß der Basalrand des Analfeldes f_2 (vgl. auch Fig. 11) quer zur Längsachse des Körpers steht, das distale Ende bei *e* am meisten medianwärts gelagert. Die hohe Aufwölbung des tergalen Gelenkbezirks (b_1, b_2, a_{1-3}) und die Breite des den Analfächer f_2 mit den Gelenkteilen verbindenden häutigen Feldes *h* entsprechen einander; die Vermittlungsplatte c_1 bedeutet die allmählich sich vollziehende Umkipfung, in einem d_1 im Metathorax entsprechenden konkaven Bezirk; die Analgelenkplatte c_2 liegt dem Mittelgelenkstück b_1 auf; das Analgelenk paßt sich in seinen starren Falten den Tergalplatten und b_1 , denen es aufgelagert ist, so an, daß der Analgelenkkopf (*ak*) lateralwärts weisend ins Körperinnere eingesenkt ist. In Fig. 4 ist der Flügel bereits etwas emporgehoben, aber diese Ruhelage noch am besten zu veranschaulichen. Daß in dieser Gelenklage der Deckflügel (f_2) platt über dem Rücken des Tieres liegt, ist leicht einzusehen.

Die nun erfolgende Hebung des Flügels ist eine für die Anschauung wenig differenzierte; gleichwohl ist die Elevatorenbewegung und Expansorenbewegung gesondert zu halten.

b. **Zweite Stufe:** Der Deckflügel wird, um das Costalgelenk freizulegen, insgesamt gehoben, d. h. gedreht in einer, die Unterseite hier nur sehr wenig auswärts kehrenden Richtung. Da die spezielle Wirkung eines Tergalhebels ja fortfällt, so ist diese Bewegung eine Folge der allgemeinen scutalen, den Tergalseitenrand herabdrückenden, den Thorax zusammenschnürenden, im Metathorax näher beschriebenen Muskulatur (vgl. S. 652). Diese durch die mittlere Tergalplatte a_2 und das Mittelgelenkstück (b_1) gegen den Pleuralgelenkkopf (pk) gerichtete Bewegung geht der folgenden, mit welcher sie sich vereinigt, theoretisch voraus.

c. **Dritte Stufe:** Der Deckflügel wird durch die vor dem Mittelgelenkstück sich abspielenden Bewegungen der Expansoren im Costalfeld gehoben, d. h. die Analfächerplatte hebt sich vom Rücken ab und steigt nach oben.

Der Vorgang zerfällt theoretisch in zwei Unterstufen, die denen des Metathorax (vgl. S. 653 ff.) analog sind, jedoch räumlich und zeitlich nur wenig differenziert zur Anschauung gelangen.

Erste Unterstufe: Es erfolgt ein mehr gerade nach oben gerichtetes Heben des Deckflügels durch die Wirkung der präscutalen Expansoren (II: 3, 4, 5, 7, vgl. S. 674) und die tergalpleuralen Muskeln pm_{10} und pm_{11} (88). Der erstere beteiligt sich auch mutmaßlich an der folgenden Stufe.

Die hiermit erfolgte Flügelhaltung ist in biologischer Hinsicht zu beachten.

Zweite Unterstufe: Entsprechend der vollendeten Flügelausbreitung im Metathorax erfolgt ein mehr seitlich gerichtetes Heben des musikalisch bedeutsamen Analfeldes f_2 , wodurch also soeben genannte Bewegung (Unterstufe 1) seitlich modifiziert wird; auch dieser Vorgang ist mutmaßlich für die Biologie bedeutsam und später noch einmal zu betrachten: Es würde alsdann den episternalen »Flanken«muskeln eine ausschließlich direkte, musikalische Bedeutung zukommen, antagonistisch zu den nun folgenden, auch topographisch direkten, Flügelmuskeln.

B₁. Die Lage des gehobenen Deckflügels.

Die nunmehr erreichte Flügelhaltung entspricht dem ausgebreiteten Hinterflügel; die angespannte, indirekt wirkende Muskulatur erhält die entgegengesetzten Widerstände der allgemeinen Elastizität des Gelenkes, welche die Ruhelage herbei-

zuführen bestrebt ist, in stetiger Spannung, und der Deckflügel ist zur Ausübung seiner musikalischen Aufgabe völlig bereit; dieselbe erfolgt durch den im Sinne der Ruhelage wirkenden Depressor alae: den sechsten Pleuralmuskel und den Tensor des Analfeldes pm_{12} (89).

B₂. Die Bewegung des gehobenen Deckflügels, das Zirpen.

Dies geschieht durch die hinter dem Mittelgelenkstück b_1 sich abspielenden Bewegungserscheinungen im Analfeld.

d. **Vierte Stufe:** Der Deckflügel wird in einer den präcutalen Expansoren entgegengesetzten Richtung durch den antagonistischen Depressor pm_6 (Tab.: IV, S. 675) nach abwärts gezogen. Läßt er nach, so schnellt der Flügel elastisch in die alte Lage zurück.

e. **Fünfte Stufe:** Die Analgelenkplatte c_2 , d_2 (Taf. XVI, Fig. 11, 16) wird in annähernd horizontaler Richtung durch den sehr kräftigen Tensor des Analfeldes pm_{12} (Tab.: III, S. 674) am medialen Innenwinkel (alc) nach vorn gezogen, so daß die f_2 -Platte mit der Schrillader über den Rücken vorgezogen wird (vgl. Textfig. 8, I. Teil). Die Richtung dieser Bewegung ist eine den antagonistisch wirkenden episternalen Flügelmuskeln und den durch letztere gegebenen, nach seitlich und auswärts gerichteten Spannungsverhältnissen entgegengesetzte. Insbesondere scheint mir hierfür die (in Taf. XVI, Fig. 12 sichtbare) vom Episternum zum Costalgelenk führende Leiste l von Bedeutung, was sich durch ein Experiment vielleicht würde nachweisen lassen. Läßt die Wirkung des Tensor nach, so schnellt der Flügel in die alte Lage elastisch zurück (2).

f. **Sechste Stufe:** Diese mit der Ausbildung eines dorsalen Flügellängsmuskels dlm_1 zusammenhängende Stufe fällt hier gänzlich fort.

Auf dem Zusammenwirken dieser in Stufe 4 und 5 beschriebenen Faktoren des einen Deckflügels mit denen des andern beruht das Zirpen: Dies ist also einmal der energische Druck der abwärts gezogenen Analfeldplatten f_2 aufeinander, zugleich mit der horizontalen Reibung der beiden Platten aufeinander, wobei die Schrillleiste über die Schrillkante gleitet (Textfig. 8, S. 334).

Hinsichtlich der weiteren Vorgänge schließt sich hier die Arbeit REGENS (1903) über das Zirpen an, auf welche hier ausdrücklich verwiesen sei. Die von mir bei dem Erscheinen jener Arbeit bereits angestellten Untersuchungen über die Bedeutung des Umwechsels beider Deckflügel hatten zu den gleichen Resultaten geführt.

Der Unterschied der Mechanik des Deckflügels von der des Hinterflügels ist demnach ein nur gradueller, sonst aus den gleichen prinzipiellen Faktoren zusammengesetzter: Die etwas seitlich gerichtete Hebung des Deckflügels erfolgt leichter und einfacher, als die des Hinterflügels; mit dem Fortfall eines so großen Ausbreitungsbedürfnisses des Flügels, wie es in Tafelfig. 11 künstlich hervorgerufen ist, hängt die einfache Gestaltung der episternalen Flügelgelenkhöhle zusammen, an deren Stelle eine einspringende Faltenleiste getreten ist. Dagegen ist die Mechanik des Analfeldes, besonders auch hinsichtlich des pm_{12} , vorherrschend geworden.

C. Die Rückkehr des gehobenen Deckflügels zur Ruhelage.

Sie erfolgt bei Nachlaß der Muskelkontraktion durch die allgemeine Elastizität der Gelenke, ohne Veranlassung durch aktive Muskelkräfte. Die hierzu führenden Faktoren sind weniger zahlreich als im Metathorax. Es sind hauptsächlich:

- 1) die vordere Tergalplatte a_1 ;
- 2) die Elastizität im Costalgelenk cg , und besonders
- 3) der starre konkave Faltenbezirk des Analgelenks.

Ob, entsprechend dem Metathorax, pm_6 und pm_{12} insofern der Ruhelage dienlich sind, als sie einem gewaltsamen Abheben der Flügel vom Rücken Widerstand leisten können, ist nicht von der Hand zu weisen.

Im übrigen dient der freie Hinterrand des Halsschildes zur Sicherung der Ruhelage des Deckflügels.

3. Schema der Deckflügelmechanik.

Das Schema für die Mechanik des Deckflügels enthält nur geringe Abweichungen von der des Hinterflügels.

a. (Vgl. S. 665.) Das für die Emporhebung des Flügels (Stufe a) gültige Schema ist für den Metathorax ausführlich dargestellt worden.

b. (Vgl. S. 666.) Die der Entfaltung des Hinterflügels entsprechenden Stufen lassen sich auch für den Deckflügel schematisch darstellen.

Jedoch führen alle auf den episternalen Bezirk bezüglichen Kräfte zu einer mehr vertikalen Auslösung der Bewegung.

b, 1. So wird der Kraftarm $Kr.a$ (Textfig. 15 b_1), der im episternalen Hebel zu vereinigenden Stufe b, 1 (= c, 1 u. 2), senkrecht nach unten, weniger schräg einwärts nach hinten gezogen und der Lastarm mehr vertikal gehoben, weniger dabei nach vorn geführt, als im

Hinterflügel. Der Vorderrand der Dorsalplatte des Mittelgelenkstücks b_1 ist der Unterstützungspunkt, um welchen diese Bewegung ausgeführt wird.

b, 2. (Vgl. S. 667.) Die auf das Analfeld bezügliche und von dem Muskel pm_{12} ausgeführte Hebeldarstellung bzw. Bewegung ist, entsprechend den bei Betrachtung des Mittelgelenkstücles des Mesothorax im Bau erkannten Abweichungen vom metathorakalen (vgl. S. 327 ff., 340 ff. u. 343, I. Teil, Fig. 3, 10 mit 11, 18) verändert, wenn auch nicht prinzipiell. Während nämlich im Metathorax das Analgelenk um den kurzen Hinterrand (bf , dem die Erweiterung zu $b_2 + a_2$ ja entspricht) des Mittelgelenkstücles, welches hier als Unterstützungspunkt für die Drehungsachse zu gelten hatte, herum bewegt wird, ist im Mesothorax der geknickte, laterale Seitenrand edb des Mittelgelenkstücles — man möchte zur Anschauung fast sagen: dem Zuge der horizontal nach vorn bewegten Analfeldplatte nachgebend und ausweichend — nach hinten und einwärts (db) abgeschrägt; der Analgelenkkopf (ak) tritt unter den hinteren Seitenrand db und den Hinterrand bf ins Körperinnere vor (Taf. XVI, Fig. 11, 17), und der Drehungspunkt des Hebels, welchem der mediale Basalrand der Analfeldplatte $f/2$ und die ihm parallele Seitenrandlinie der Analwurzelplatte e_2 und der Costalwurzelplatte f entsprechen, befindet sich in jenem Punkte, in welchem die Platten des Costalwurzelfeldes f und die Analwurzelplatte e_2 mit der Vermittlungsplatte e_1 lateral zusammentreffen und durch welchen obengenannte konvexe, die *IX.* Aderfalte und die *XIII.* Aderfalte vereinigende Falte (vgl. S. 333 u. 338) — welche dem konvexen Faltenrücken x der Hinterflügel entspricht (vgl. Taf. XXIV, Fig. 1, 2, 3) — verläuft. Der proximal von diesem Unterstützungspunkt gelegene Kraftarm Kra_1 , das Analgelenk d_2 mit e_2 , wird nach vorn, der Lastarm La_1 hingegen nach hinten geführt (Schema, Textfig. 15, S. 666).

Die Lastarme beider Hebel divergieren also auch hier, und es stimmt mit der starren Beschaffenheit und dem mangelnden Spielraum einer Fächerfaltung im Deckflügel überein, daß die antagonistischen, ja auch nach oben gerichteten Bewegungen der Lastarme nicht mehr so sehr nach vorn bzw. nach hinten auseinandertreten können, sondern sich nach dem Grundsatz des Parallelogramms der Kräfte zu einer gemeinsamen Hebung des Deckflügels vereinigen und die der musikalischen Aufgabe günstigen, erhöhten Spannungsverhältnisse hervorrufen. (Im übrigen vgl. bei Abschnitt b, 2 im Metathorax, S. 667.)

e. (Vgl. S. 667.) Das Schema der Depressoren pm_6 (und pm_7) entspricht dem von GRABER gegebenen Schema.

Die Hebel-darstellung der Deckflügelmechanik gibt also ein im Vergleich mit dem Metathorax vereinfachtes Bild.

Da der übereinstimmende Bau der beiden Gelenke und die Beobachtungen am lebenden Tiere zu obigen Schlüssen für den Deckflügel berechtigen, so wurden Untersuchungen im einzelnen nicht ausgeführt; das Studium an den auch in den am kräftigsten chitinisierten Gelenkpartien wohl erhaltenen Querschnittsbildern, ergab eine ähnliche Anschauung, wie die über die Querschnitte durch den Metathorax mitgeteilte, so daß eine Wiederholung obiger Einzelheiten, z. B. auch hinsichtlich der Ligamentbildungen, für den Deckflügel unterlassen werden kann.

4. Das Zirpen.

Der Deckflügel hat bei *Gryllus* seine Bedeutung für den Flug völlig verloren.

Die biologischen, für vorstehende Betrachtungen in Betracht zu ziehenden Beobachtungen sind zum Teil bereits von REGEN veröffentlicht: Es ist nach obigen Angaben leicht zu veranschaulichen, daß die Hemmungsvorrichtungen im Deckflügel sich auf die Funktion des Depressors pm_6 beziehen; desgleichen zeigte die Beobachtung jener unterschiedlichen Flügelbewegungen, welche bei der, auch von REGEN beobachteten, in »psychologischer« Beziehung interessanten, Verschiedenheit der Zirptöne stattfinden, daß letztere wohl auf verschiedenartigen Kontraktionswirkungen der episternalen Expansoren und des Tensor des Analfeldes beruhen dürfte.

Die kurz abgerissenen, wohl einen höheren Grad der Erregung ausdrückenden, schnell einander folgenden Töne, bei welchen die Analfeldplatten nur an ihrer medialen Kante noch übereinandergreifen und etwas seitlicher gestellt sind, dürften einer besonders energischen, andauernden Kontraktion, zumal der episternal ansetzenden Expansoren zuzuschreiben sein.

Wenn das zirpende Tier mäßig gestört wird, so daß es den Gesang abbricht, so beobachtet man außer dem damit erfolgenden Aufhören der Tätigkeit der Analfeldmuskeln pm_6 und pm_{12} auch ein geringes Senken der Flügel nach unten in etwas medianwärts gerichteter Bewegung.

Darauf bleiben die noch erhobenen Flügel stehen und erst dann, wenn die Störung zur Flucht veranlaßt, werden die Flügel

schnell, mit hörbarem Geräusch der Schrillader, über den Rücken zusammengelegt. Ich habe die Anschauung bekommen, daß hierin die oben genannten fünf Bewegungsstufen zum Ausdruck kommen, indem der letztere, der noch abwartende Zustand bei noch halb erhobener Flügelhaltung der Kontraktion der Heber, der Elevatoren, 2. Stufe (b), und der der präscutalen Expansoren, 3. Stufe (c), Unterstufe 1, entspricht, daß in dem geringen Flügelsenken bei der nur die Unterbrechung des Gesanges veranlassenden ersten Störung das Nachlassen der kontrahierten episternalen Expansoren (c) Unterstufe 2 zum Ausdruck kommt. Es würde dieser Unterschied zwischen einer das Zirpen vorbereitenden, aus zwei mechanischen Faktoren zusammengesetzten Bewegung und einer die musikalische Leistung vollziehenden aus drei Faktoren (Stufen c 2, d, e) bestehenden Bewegungsgruppe genau den Flug-Teilbewegungen der Hinterflügel entsprechen, wie sie durch die Experimente mit *Locusta* deutlich wurden.

Ferner ist im Anschluß an (S. 671, Absatz 2) hervorzuheben:

Während nun im Vorderflügel von *Gryllus domesticus* wie im Hinterflügel, also in jedem Flügel der je voneinander unabhängigen Flügelpaare der Unterschied von Costalfeld und Analfeld durchzuführen ist, so ist — noch unbeschadet dieser Unabhängigkeit und ohne durchgreifende Unterschiede in Gelenk und Muskulatur — durch morphologische Reduktion des Analfeldes im Vorderflügel und durch die räumliche Verringerung des Costalfeldes im Hinterflügel jener Zusammentritt von Vorder- und Hinterflügel zu einer flugphysiologischen Einheit angedeutet enthalten, jedoch durch die ausschließliche Funktion des Deckflügels als Zirporgan — d. h. durch räumliche Vergrößerung des vorderen Analfeldes — unwirksam geworden,

wie er bei *Locusta* — durch hinzukommende morphologische und räumliche Reduktion, d. h. durch absolute Verschmälerung des Deckflügels — vorbereitet und in diesen seinen Anfängen gewiß schon wirksam geworden ist,

wie er höheren Insekten mit zwei Flügelpaaren in der Bedeutung des Vorderflügels nur als »Costalfeld«, des — nunmehr von ihm abhängigen oder ganz unselbständigen — Hinterflügels nur als »Analfeld« zukommt: — das gleiche Prinzip also in einem jeden Orthopterenflügel, wie es sonst im Vorder- und Hinterflügel zusammen sich zeigt —; wobei dann die Muskulatur (z. T. eine tergalpleurale!) des Hinterflügels sich von der des Vorderflügels erheblicher unterscheidet.

Hierauf kommen wir im IV. Teil zurück.

Daß die Trochanterenmuskulatur bei der Deckflügelbewegung unmittelbar in Betracht kommt, kann ein durch einen glücklichen Zufall beobachtetes Beispiel an einer *Locustide*, *Platylocis brachypterus* zeigen, welche in nicht sehr schnell aufeinanderfolgenden Tönen, etwa im Takte von *Gryllus domesticus* zirpt. Das Beispiel ist allerdings mit großem Vorbehalt anzuführen, einmal wegen der noch unbekannten Organisation der Flügelmechanik dieses Tieres, dann auch aus dem Grunde eines von mir beobachteten, bei *Gryllus* nicht möglichen »Flügelstriches« beim Musizieren. Die Stellung des zirpenden Tieres war eine solche, daß das eine Mittelbein frei in die Luft hing und sich in einem dem Zirpen gleichen Takte mitbewegte; eine nur geringe Bewegung, von der ich auf die Wirkung eines dorsoventralen Trochanterenmuskels (nicht eines solchen Hüftmuskels) schließen möchte. Ob es allerdings vielleicht auch der episternale Muskel pm_3 ist, bleibt eine offene Frage.

I. c. Verhältnis der Flügelmechanik zur Beinmechanik.

Es liegt an dieser Stelle eine sich der experimentellen Untersuchung entziehende Frage nahe: Wie verhält sich die dorsoventrale Flügelmuskulatur zur Beinmuskulatur überhaupt? Beteiligt sie sich an der Bewegung der Beine überhaupt oder nur zeitweise oder gar nicht?

Die Betrachtung der Mechanik des Beines (S. 472) hat gezeigt, daß eine ausgiebige Beinbewegung allein mit Hilfe der sternalen, sternalpleuralen Muskulatur, sowie des ersten und zweiten Dorsoventralmuskels, welche als Flügelmuskeln bedeutungslos und hierin durch andre Muskeln ersetzt sind — dvm_1 durch dvm_4 und dvm_6 , dvm_2 durch pm_9 —, vollauf erreicht werden kann, auch ohne die dorsoventralen Muskeln des Trochanters; sind daher die dorsoventralen Flügelmuskeln, den hypothetischen (vgl. S. 490) pm_6 mit einbegriffen, für die Beinbewegung nicht notwendig, so ist doch eine Beeinflussung der letzteren durch jene Muskeln nicht ausgeschlossen. Es wird sich um die Frage handeln: Wo ist, wenn diese Muskeln sich kontrahieren, das punctum mobile und das punctum fixum, an welchem Muskelende und unter welchen biologischen Umständen erfolgt die Auslösung der Kontraktion; gibt es Umstände oder Einrichtungen, welche etwa den oberen Hüft- und Rand festlegen können zur Bedeutung als Stützpunkt der Flügelmuskulatur?

Da für die Hinterflügel festgestellt wurde, daß eine Ausbreitung nur dann stattfinden kann, wenn die scutale Muskulatur, insbesondere der Muskel des Tergalhebels dvm_4 , wirksam wird, der Flügel also ohne vorhergehende Wirkung dieser Muskeln festgelegt bleibt, so ist für die präscutalen und episternalen (pm) Dorsoventralmuskeln ein dorsaler punctum fixum gegeben, so daß deren sonst wenig verständliche untere Differenzierung, vgl. $IIpm_1$ und $IIpm_2$, als Zeichen einer direkten Beteiligung an der Beinbewegung angenommen werden darf, z. B. gewiß für die Trochanterenmuskeln. Für die im Scutalfeld wirksamen Muskeln $III dvm_2$, $III dvm_3$ ist eine Beteiligung an der Beinbewegung als sicher anzunehmen, für dvm_3 allein auf Grund der unteren Differenzierung und Mächtigkeit, die doch einer besonderen Funktion entsprechen muß; daß zur Erhaltung der tergalen Wölbung, d. h. eines oberen punctum fixum, jene, die Ruhelage des Flügels sichernden, Muskeln, insbesondere dlm_1 , wirksam werden könnten, erscheint nicht ausgeschlossen.

Ist aber einmal, aus irgend welchen Gründen, der untere Anheftungspunkt weniger leicht beweglich geworden als der obere, so erfolgt die Auslösung der Kontraktion des Muskels am oberen Ende. Solche Gründe sind wahrscheinlich:

- 1) Zunächst eine Willkür des Tieres, durch welche der untere ^{*}Inserionspunkt der Muskeln durch antagonistische Muskelkräfte festgelegt wird und die Wirkung des Tergalhebels (Stufe b) th ausgelöst wird.
- 2) Durch die nunmehrige Lockerung der Flügelruhelage wird eine Kontraktion der bisherigen dorsoventralen Beinmuskeln ganz von selbst — infolge Verlagerung des punctum fixum nach unten — im Flügelbezirk oben ausgelöst werden (Stufe c, 1 u. 2).
- 3) Die Art des oberen Ansatzes der Muskeln verbürgt, wie an betreffender Stelle erwähnt ist (vgl. S. 395), eine leichtere Wirkung im Flügelbezirk, als unten; dies gilt von den Trochanterenmuskeln dvm_5 und pm_3 und besonders von den, unten nicht zur Differenzierung gelangten, Doppelmuskeln, von dem auf den Flügel bezüglichen Teilmuskel: für $III dvm_4$ (+ $III dvm_2$, 43) und $III dvm_6$ (+ $III dvm_1$, 42).
- 4) Auch nach dieser Überlegung würde die Insertion am Trochanter für die betr. Muskeln nicht besonders festgelegt werden können, und das an *Platyteleis* (S. 682) beobachtete Beispiel würde zeigen, daß den dorsoventralen Trochanterenmuskeln an beiden Enden sich einander nicht ausschließende Funktionen zukommen.

Die Versuche an in einer lockeren Fadenschlinge aufgehängten Tieren, *Locusta* und *Gryllus*, zeigen ein mit einer gewissen Anstrengung verbundenes gleichzeitiges Auftreten der Bein- und ersten Flügelbewegung, welche der soeben unter 1 angeführten Stufe b anzugehören scheinen, worauf dann das unter 2 Gesagte in Betracht zu ziehen ist. Da hier die Beine in der Luft schweben, wird erst von einem gewissen Punkte an ein über die zur Beinbewegung nötige Kraft hinausgehender Kraftüberschuß im Flügel wirksam werden. Inwiefern die hin und wieder bei Insekten zu beobachtende besondere Vorbereitung zum Fliegen, sowie die bei der soeben zum Imago gehäuteten, und bei ausgebreiteten Gelenken die Flügel entwickelnden Grille dem Boden angedrückte Haltung des Körpers in den Bereich vorliegender Betrachtung zu ziehen ist, ist nicht zu entscheiden.

Ferner ist zu beachten, daß die Beine beim Fluge der Insekten eine Haltung einnehmen, welche der Herstellung eines punctum fixum für die Flügelmuskeln dienlich scheint.

Dies gilt für alle Geradflügler. Wie aber späterhin die Flügelmechanik von der Beinmechanik gänzlich unabhängig wird, soll der folgende Abschnitt (II, c) zeigen.

II. Vergleich von *Gryllus domesticus* mit den übrigen Geradflüglern hinsichtlich der Flugmechanik.

(Literatur über die Flügelmechanik der Geradflügler.)

Arbeiten, welche über die Flugmechanik der Orthopteren (*O. genuina*) handeln, sind außer den bereits berücksichtigten Untersuchungen GRABERS, insbesondere die von CHABRIER, SAUSSURE, AMANS und in Verbindung mit diesen auch LUKS:

a. CHABRIER (vgl. auch S. 511) hat in seinem die Flugmechanik der Insekten allgemein behandelnden Teile seiner Arbeiten (Mem. du Muséum d'hist. nat. Tom VI, 1820, des ailes en général S. 424, 430) ein zum Teil mehr auf Überlegungen als auf Experimenten beruhendes Bild der zum Fluge notwendigen Faktoren auch für Orthopteren zusammengestellt (3), deren einige durch die Befunde an *Gryllus* bestätigt werden können. Es sind auch für *Gryllus* hervorzuheben:

Die mit CHABRIERS Angaben (S. 440) übereinstimmende Form der Flugmuskeln, Eigenschaften, welche zum Teil bereits oben hervorgehoben sind: wie Parallelismus der Fasern, die Länge und Kraft, der zum Teil senkrechte Ansatz der Muskeln, die Bildung müthenförmiger Sehnen.

Die nach Entfernung der großen Flugmuskeln sichtbar werden den kleinen Flugmuskeln, die tergalpleurale Flugmuskulatur, welche eine die Flügelausbreitung vervollständigende und eine spezielle, zum Teil regulatorische Bedeutung hat und welche bei der Betrachtung höherer Insektenordnungen wichtig wird.

Die bereits oben (S. 647—650) hervorgehobene Einteilung der Muskeln in (vgl. CHABRIER 1820, S. 439):

1) Dorsalmuskeln (*muscles dorsaux*) d. h. die dorsalen Längsmuskeln als Erweiterer des Thorax und indirekt wirkende Flügel-senker, wobei der Begriff »Costal« (= Phragma) eine für die übrigen Insektenordnungen verschiedene morphologische Bedeutung gewinnt und daher zu vermeiden ist. Hierzu sog. »Pectoral«-muskeln als Hilfsmuskeln, unter welchen wohl die tergalpleuralen Muskeln (*Gryllus*) zu verstehen sind.

2) Flügelheber, Zusammenschnürer des Thorax:

Muscles sternali dorsaux, vom Sternit zum Tergit; die Elevatoren und Protractoren-Expansoren von *Gryllus* (*dlm*, *pm*₁, 2, 3).

Muscles costali-dorsaux vom sog. »Costal« = Phragma nach vorn an das Tergit; also kräftige dorsale Längsmuskeln und den nur kleinen *dlm*₃₊₄ bei *Gryllus* entsprechend.

Im Flügel das konvexe und konkave Faltensystem zum Festhalten der Luft, welche alsdann als »Stütze« zur Bewegung des Körpers nach vorn dient. Dieser Flugbedingung dienen die mannigfaltigsten Einrichtungen bei Insekten (vgl. auch v. LENDENFELD). Diese auch für Grillen und Orthopteren überhaupt zutreffenden Faktoren sind von CHABRIER (S. 464 und 468, 469) ausführlich behandelt.

Nach hinten gerichtete Windfänger, Analanhänge des Flügels, wie sie bei Insekten (z. B. Dipteren usw.) verbreitet und hier im Anallappen gut entwickelt sind.

Die noch mangelnde Balance des den Flug erschwerenden Hinterleibes (vgl. 9. Anm. zu S. 477, II. Teil).

Hinsichtlich des Gebrauchs der im Thorax eingeschlossenen, bei dem Fluge komprimierten Luft ist auch bei der Grille die Möglichkeit eines Verschlusses der thorakalen Stigmen, wie gezeigt ist, vorhanden, sowohl durch indirekte, wie auch direkte Muskelwirkung. Es ist zu vermuten, daß derartig komprimierte Luft als ein wirksamer Elastizitätsfaktor bei der Ausbildung zu vollkommenerem Fluge von wesentlicher Bedeutung wird (vgl. CHABRIER S. 446) und es ist gewiß annehmbar, daß die bei Orthopteren so mächtige Entwicklung der Tracheen, analog den Luftsäcken der Vögel, in ursächlichem

Zusammenhänge mit der Flugbewegung und dem Bedarfe von Atemmaterial bei dem während des Fluges stattfindenden Stigmenverschlusse steht. (Weiteres vgl. CHABRIER.)

Der von CHABRIER hervorgehobenen Bedeutung des Gegensatzes von aktivem Vorderflügel und mehr passivem Hinterflügel bei höheren Insekten entspricht bei *Gryllus* und den übrigen Orthopteren die physiologisch gleichwertige und morphologisch durchgreifende Zerteilung des Hinterflügels in f_1 und f_2 , welcher — von einem für Orthopteren hypothetischen, in den Libellen spezialisiert zum Ausdruck kommenden Zustande gleicher Bedeutung beider Flügel für den Flug aus — noch nicht, wie bei Coleopteren, ausschließliches Flugorgan ist, sondern im allgemeinen bei Orthopteren diese Bedeutung mit dem ihm zu Hilfe kommenden Vorderflügel teilt. Die Orthopteren sind also ähnlich den Libellen solche Insekten, bei denen die beiden Flügel keine funktionelle Einheit darstellen (S. 691, 694), sondern bei denen sie, wenn auch nicht so gleichwertig wie bei Libellen, doch noch unabhängig voneinander sind, mit der Tendenz des Hinterflügels eine größere Beteiligung am Fluge zu erhalten. Versuche an *Locusta* zeigten, daß bei durchschnittener Basis der Hinterflügel die Vorderflügel, zwar weniger wirksam, die Rolle der ersteren vertreten können (vgl. Libellen, v. LENDENFELDS Versuch).

CHABRIERS allgemeine Angabe, daß keine Flügelader ohne Vermittlung äußerer oder innerer Gelenkstücke unmittelbar vom Thorax ausgehe, dürfte nicht ganz mit dem Befunde der ziemlich tief in den Thorax eingesenkten Basis der XIII. Ader übereinstimmen.

Die anatomischen Angaben von AMANS (c) und SAUSSURE (b) wurden bereits bei der Darstellung des Chitinskeletts (I. Teil S. 345) und der Muskulatur (II. Teil S. 509) eingehend berücksichtigt.

b. SAUSSURES, mit den vorstehenden, auch in der Ausdrucksweise, ziemlich übereinstimmende Angaben über die Mechanik abschließlich vgl. S. 695.

Hinsichtlich der Flugmechanik ergeben sich schon innerhalb der Geradflügler zwei wichtige anatomische Unterschiede zwischen *Gryllus* einerseits, Acridiern und Locustiden andererseits, welche im Sinne der letzteren fernerhin bei den übrigen Insekten immer mehr ausgebildet sind (vgl. auch II. Teil, Abschnitt M, S. 510 f.):

c. 1) LUKS, CHABRIER und AMANS zeigen, daß bei Acridiern und Locustiden die »Flexores« alae dlm_1 , sowie die dlm_{3+4} nicht allein im Metathorax als aktive Flugmuskeln eine große Bedeutung

erlangen, sondern auch im Mesothorax infolge des Fortfalles der musikalischen Funktion des Deckflügels bzw. infolge des guten Flugvermögens desselben, sowie infolge der Konzentration des Thorax zu einer einheitlichen Masse. Hierin liegt wieder ein Hinweis auf die bei höheren Insekten eintretende Vorherrschaft der dorsalen Längsmuskeln, welche bei *Gryllus* im Metathorax rückgebildet (*III dlm₁* 37) und schwach (*III dlm₃₊₄* 39, 40) sind, — wobei der letztere bei vorgeschrittener Verwachsung des Metatergits mit dem ersten Abdominalsegment nur schwache intersegmentale Funktionen erfüllt —, im Mesothorax und Prothorax aber als kräftige Muskeln, zugleich unter Ausbildung von Präsegmentallamellen als hinteren Ansatzstellen bei letzteren, nur wichtigen intersegmentalen Aufgaben dienen. Ferner liegt hierin auch für *Gryllus* ein Hinweis darauf, daß die Rückkehr des Flügels in die Ruhelage eines hierzu besonders veranlassenden, die allgemeine Elastizität unterstützenden Muskels nicht bedarf (vgl. S. 664).

2) Der zweite wichtige Unterschied beruht in der Entwicklung der bei *Gryllus* nur im Mesothorax! vorhandenen und nur schwachen, Rückbildungsmerkmale tragenden, beiden am Coxosternum *est*, dem anté sternum *AMANS'*, angehefteten Dorsoventralmuskeln *II pm₁₄* (vgl. S. 509 ff.) und *II dvm₇*, welche bei Acridiern und Locustiden bei mächtiger Entwicklung große, und bei den höheren Insektenordnungen weitaus vorherrschende Bedeutung für den Flug erhalten.

Erst in höheren Insektenordnungen tritt damit eine Vergrößerung des vor der Hüfte befindlichen sternalen Bezirks ein, wobei die, bei den hauptsächlich fliegenden Insekten im allgemeinen lokomotorisch weniger wichtigen Beine gewissermaßen nach hinten gedrängt werden. Es vollzieht sich dabei eine Sonderung der Flügelmechanik von der Beinmechanik (vgl. Anschluß an S. 472, 511 im II. Teil), denen nunmehr, je unabhängig voneinander, bestimmte Muskelgruppen — nämlich der letzteren hauptsächlich sternale und sternalpleurale — ausschließlich zukommen. Die völlige Durchführung dieses Prinzips scheint bei Dipteren erfolgt (vgl. S. 718). Von den übrigen Ordnungen, bei denen zum Teil noch eine solche Funktionsgemeinschaft weniger Muskeln besteht, dürften Tagschmetterlinge, Hautflügler und Libellen bei den für ein abschließendes Urteil noch ausstehenden Untersuchungen besonders zu berücksichtigen sein.

Es erscheint also von Interesse, daß beide Verhältnisse bei Geradflüglern zum Teil in Gegensatz zu *Gryllus domesticus* und

zwar unter dem Kausalmoment der Flugmechanik bereits angebahnt sind (vgl. LUKS 1883, S. 548, letzter Abs.).

d. AMANS folgert aus den anatomischen Befunden ein anschauliches Bild der Flügelmechanik der Orthopteren, welches er der der höheren Insekten zugrunde legt. Da aber zum Teil detaillierte Angaben über die einzelnen Teilmechanismen, wie sie in oben erwähnten (S. 651—663) Stufen der Mechanik dargestellt wurden, fehlen, so möge Bestätigendes und Ergänzendes in folgendem angeführt werden (vgl. hierzu AMANS 1885, S. 211 ff.):

Der Unterscheidung anatomisch eines versant antérieur = Costalfeld (f_1), von einem versant postérieur = Analfeld (f_2), entspricht mechanisch die einer arête antérieure bzw. einer arête postérieure im Flügel.

Zur ersteren gehört außer dem versant antérieur des Flügels und dem golfe antérieur, der vorderen Gelenkbucht des Tergits, das Episternalgelenk ep , appareil de pronation; außerdem sind die vordere Tergalplatte a_1 und die Präsegmentallamelle tr und das Präscutum t_2 bei *Gryllus domesticus*, welche von AMANS nicht beschrieben sind, hinzuzurechnen.

Zur letzteren, der arête postérieure, werden außer dem versant postérieur im golfe postérieur, der hinteren Gelenkbucht, die Gelenkstücke des Terminal = c_2 und weitere Analgelenkteile: c_1, d_2, e mit dem Analgelenkkopf (ak , Proterminal, Tampon) gerechnet, ferner das Dorsoterminal, = hintere Tergalplatte a_3 , das Pleuroterminal, eine Epimeralgelenkplatte (p_1, p_2), und die dépression dorsale dt_1 .

Zwischen beiden steht die arête (médiane) interne, um welche sich die beiden andern drehen! Ihr gehört das dorsum, = der Hauptteil des Tergit t, t_1 nebst dem sigmoïde = der mittleren Tergalplatte a_2 , das Mittelgelenkstück b_1 = der lame carrée, nebst seinem auf pk bezogenen pleuralen Anteil, dem submédian, und der Pleuralgelenkkopf pk = pivot fixe, médian, zu. Sie setzt sich im Flügel fort in die nervure médiane = VII. Ader und die nervure submédiane = VIII. Ader. In dieser arête interne, mit welcher also das Gebiet der VIII. Ader als dépression submédiane (vgl. AMANS, Annales, z. B. S. 110, bei Hemipteren und Orthopteren) gemeint ist, stoßen demnach Costalfeld f_1 und Analfeld f_2 winklig aneinander, was AMANS als dièdre, dessen Basalteil er als dièdre basilaire bezeichnet (d. i. der für *Gryllus* [S. 561] beschriebene unpaare Faltenrücken, vgl. Fig. 1 und 2), auf welches der von mir als Tergalhebel th bezeichnete, von AMANS in der Beschreibung des zweimal geknickten

Seitenrandes mit der vorderen stumpfen Winkelspitze des tergalen Seitenrandes gemeinte, Teil (S. 62, unterer Absatz in den *Annales*) als *angle au dièdre* durch Vermittlung der mittleren Tergalplatte a_2 und der *lame carrée* = b_1 Bezug nimmt.

Dies entspricht obigen, für *Gryllus* gegebenen Ausführungen, wonach die in Stufe b (S. 652) besprochenen Teile und Vorgänge der *arête interne* und der Wirkung des *dièdre basilaire* angehören und wonach sich gleichfalls um dieses die Bewegungen im Costalfelde (Stufe c, 1 und c, 2, S. 653) bzw. im Analfelde (Stufen d, e) darauf je unabhängig voneinander vollziehen.

Die Vorgänge des in Stufe b beschriebenen allgemeinen Hebens des Flügels insgesamt sind bei AMANS zwar aus dem Gesamtbilde heraus verständlich, aber nicht von der folgenden Stufe c getrennt gehalten. Die einzelnen Teilfunktionen der sternal-dorsalen Muskeln werden (AMANS S. 64) nicht näher beschrieben, jedoch wird (S. 65) die Hebung des Flügels durch Vermittlung der *lame carrée* und durch relatives Emporsteigen des Pleuralgelenkkopfes (mit der *ligne de bascule*) unter dem Hinweis auf vermutete Spezialfunktionen in dieser Muskelgruppe festgestellt; allerdings sind dabei auch Muskeln genannt, welche sich erst an der folgenden Stufe beteiligen und als präscutale *dvm* erst in der Stufe c, 1 wirksam werden. Im übrigen sagt AMANS selbst (S. 64), daß die Entfaltung der Flügel durch den *angle au dièdre*, also Stufe b, nicht vollständig ist.

Auch bei *Locusta* (AMANS) kommt nun hinzu die völlige Ausbreitung durch den *appareil de pronation* (vgl. dort S. 58, Abschnitt: Periode der Entfaltung) Stufe c, 2, deren eingehende Beschreibung für *Gryllus* mit der allgemeiner gehaltenen der *Locusta* prinzipiell übereinstimmt. Das Oberende der Episternalgelenkplatte *ep* tritt relativ zu seiner Basis nach auswärts.

Die vierte und fünfte Stufe d und e (S. 662 ff.) bietet bei *Locusta* nach AMANS kaum Verschiedenheiten.

Dagegen zeigt *Locusta* (AMANS unter »*muscle dorsal*«, S. 63 f., und »*Periode des Senkens*«, S. 58 f.) die volle Bedeutung des hinsichtlich der Muskulatur bei *Gryllus* (vgl. *II dlm₁* [69] mit *III dlm₁* [37]) rudimentären, aber durch die Elastizität im Sinne der Ruhelage ersetzten Mechanismus der sechsten Stufe f (S. 663). Dieser bei *Gryllus* rückgebildete Vorgang wird bei *Locusta* und den meisten der übrigen flugbaren Insekten ein Hauptfaktor beim Fluge, und es ist die Bedeutung dieses großen dorsalen Längsmuskels demnach schon bei Geradflüglern vollkommen erreicht.

Aus den Angaben für *Gryllus* (S. 649, V) wurde ersichtlich, daß er als Antagonist der Dorsocentralmuskeln die Wölbung des Tergits in der Längsachse verstärkt, die Wirkung des Tergalhebels, angle au dièdre, aufhebt und somit das Senken der mittleren Tergalplatte a_2 und des Mittelgelenkstückes b_1 mitsamt dem angehefteten Flügel bewirken muß. Dies würde, bei Nachlassen der übrigen Muskeln, die Ruhelage des Flügels bedeuten.

Das lateralwärtige Senken der lame carrée um die ligne de bascule (vg. S. 328, 652, b u. 663, f) ist bei AMANS übereinstimmend (S. 57, 58 f., 65) beschrieben.

Es ist mir gemäß der aus den Verhältnissen bei *Gryllus* gewonnenen Anschauung verständlich, daß bei Kontraktion der dorsalen Längsmuskeln bei *Locusta* ein Herabdrücken des angle au dièdre = Tergalhebels und eine Bewegung des Flügels nach unten und hinten erfolgt, nicht aber eine solche nach vorn (AMANS S. 64), die ja erst der Vorgänge der 3. Stufe (S. 653) bedarf.

Jedenfalls nun findet durch den dorsalen Längsmuskel eine Bewegung des Flügels nach unten statt.

Dabei müssen zur Vermeidung der Rückkehr zur Ruhelage noch andre Faktoren tätig sein, welche den Flügel ausgebreitet erhalten, und dies beruht wohl in der Kombination genannter Bewegung mit dem appareil de pronation, dem Episternalgelenk *ep*, und seinen Muskeln pm_{14} usw. Dieser Vorgang ist für *Locusta* von AMANS (1885, S. 184, unter »Dorsal«) in Anspruch genommen (vgl. auch S. 665, 2); er wird aus der Mechanik von *Gryllus* ohne weiteres einleuchtend, und darin, dass pm_{14} (91) und dvm_7 (78) — allerdings im Mesothorax — als rückgebildete Muskeln histologisch einander gleichen, ist ein starker Beweisgrund für die ehemalige Flugfunktion der Vorderflügel enthalten. Nur so auch ist es verständlich, daß durch Zusammenziehung des Längsmuskels eine Bewegung des ausgebreiteten Flügels nach unten stattfinden kann.

Es tritt also bei *Locusta* und von da ab bei allen fliegenden Insekten eine bei *Gryllus* nicht vorhandene Kombination von Muskelbewegungen ein, welche das für *Gryllus* gegebene Flugbild entsprechend ändert; d. h. die episternalen Flankenmuskeln, zwar nach wie vor der Ausbreitung des Flügels günstig, sind nun nicht mehr mit den *dvm* zusammen zu nennen, sondern, mit den *dlm* zusammen, in Gegensatz zu jenen.

Der in Stufe c, 2 beschriebene Mechanismus des Episternalgelenks, kombiniert mit dem der sechsten Stufe f, wird im Insektenfluge vorherrschend, und es ist die von AMANS für Dipteren gegebene Bestätigung hierfür interessant: Daß das Senken, der Flügelschlag abwärts durch den *dlm*, den Rotator der mittleren Tergalplatte a_2 (sigmoide), erst durch die Wirkung der Präaxillarmuskeln, Episternalmuskeln, welche — bei *Gryllus* den

Flügel ausbreitend und nach vorn führend — hier keine Ausbreitung mehr zu vollziehen haben, vollständig wird; daß nun beide entgegengesetzt zu den den Flügel hebenden Dorsoventralmuskeln (*dvm*) wirken (insofern also Flügelsenker, vgl. bei LUKS).

Ferner mag auch hier die Ruhelage endlich, ähnlich wie bei *Gryllus* ausschließlich durch Elastizität des Gelenks herbeigeführt werden — vielleicht auf Grund ganz abweichender Spannungsmechanismen. Man darf vielleicht daraus den Schluß ziehen, daß ein dorsaler Längsmuskel (*dlm*) wohl überhaupt nicht für eine Funktion im Sinne der Ruhelage von Bedarf ist und seine Ausbildung bei *Gryllus* gleichfalls auf eine etwaige frühere Flugfähigkeit des Tieres hindeutet.

Kommen nun noch die unter Stufe d und e beschriebenen Muskeln hinzu, so ist es verständlich, aus wie vielen Faktoren das komplizierte Flugbild zusammengesetzt ist, welches je nach den Insektenordnungen durch Ausbildung des einen oder andern Faktors ein wechselndes ist (13).

Die Gesamtwirkung jener Faktoren bildet den Gegenstand eingehender physiologischer Untersuchungen MAREYS 1869, 72, und PETTIGREWS 1871/75. Dem kann ich jedoch weder hier, noch im IV. Teil, der nur vergleichend-anatomisch-mechanische Angaben enthalten soll, nachgehen, und ich begnüge mich zum Schluß damit, die von AMANS beschriebenen

allgemeinen Bewegungserscheinungen des »dièdre« mit dem bei *Gryllus* Beobachteten zu vergleichen.

Die Beschreibung der im Costalfeld mehr horizontalen (S. 653, c), im Analfeld schräg vertikalen (S. 662, d) Bewegungsrichtung für *Locusta* (AMANS, S. 63) gibt ein ähnliches Bild, wie es für *Gryllus* beschrieben wurde. Auch der Vorderflügel und Hinterflügel bewegen sich hier in verschiedener Bewegungsrichtung, was aber erst für fliegende Insekten von wirklicher Bedeutung wird (u. a. gut zu beobachten an vor Blüten schwebenden *Bombus*). Dies so gebildete große, aus zwei Flügeln zusammengesetzte »dièdre« entspricht, nach AMANS, dem bei Geradflüglern in jedem Flügel für sich bestehenden und neben dem großen für sich wirklichen kleineren dièdre. Ersteres wird bei höheren Insekten, schon Hemipteren, durch innige Funktionsgemeinschaft der beiden Flügelpaare, zum Teil in der Form der direkten Abhängigkeit des Hinterflügels vom Vorderflügel, vorherrschend, womit eben eine große Vereinfachung und Vervoll-

kommung der Flugbewegung erreicht wird. Es sei auf den von AMANS S. 63 entwickelten Lehrsatz von der Analogie der Summe zweier Flügel mit der regionalen Zweiteilung im einzelnen Flügel hiermit verwiesen.

Von der anatomischen Betrachtung abgelöste, rein flugphysiologische Beobachtungen und Experimente, wie sie MARREY und PETTIGREW mit Erfolg bei höheren Insekten angestellt haben (bezüglich der Literatur über Flugmechanik sei hiermit auf das Verzeichnis bei KOLBE 1903, S. 390 verwiesen), wurden nicht angestellt, und es soll daher auf diese Fragen nicht weiter eingegangen werden. Da die Flügelmechanik von *Gryllus* mit *Locusta* prinzipiell übereinstimmt, so sei auf die Ausführungen bei AMANS fernerhin verwiesen (Annales S. 41—49, 53, 62 f., 68 Abs. 4 und Referat in Revue des sciences, sér. 3, Tom. 4, 1885 S. 525).

Die Anfertigung eines Modells der Flügelgelenke nach Querschnittserien habe ich in Angriff genommen; Mitteilung hierüber wird nach Fertigstellung desselben erfolgen (vgl. Bemerkung bei AMANS, S. 11, 49 unten, 50).

III. Übersicht über die Flugmechanik der Geradflügler.

1. Die Rückbildung des Orthopterenflügels.

Im Gegensatz zu den Coleopteren gilt also für die Orthopteren CHABRIERS Satz, die Elytren der Orthopteren werden durch eigne, unabhängige Muskulatur bewegt, ein Satz, dessen Richtigkeit sich erweist, selbst wenn man den bei Orthopteren stattfindenden »Rückfall« der Elytren zur Flugunfähigkeit betrachtet. Derselbe findet statt, von dem mit Recht vorauszusetzenden Zustand zweier gleichartiger, nicht musikalischer Flügelpaare (vgl. zunächst Acridier) — und abgesehen von den einer besonderen, neuen Untersuchung zu unterwerfenden Forficuliden — auf zwei Linien:

1) Bei den Locustiden, welche vornehmlich Staudengewächse und Gebüsch bewohnen, und 2) bei den erdbewohnenden Grylliden: Bei beiden verlieren die Hinterflügel und Vorderflügel die Flugfähigkeit, letztere jedoch unter Übernahme der musikalischen Funktion in folgenden Stufen (die angeführten Beispiele beziehen sich auf europäische Arten):

I. Beide Flügelpaare völlig ausgebildet und flugfähig:

a. Deckflügel unmusikalisch, guter oder schlechter Fluginstinkt, Gehörorgan vorhanden.

1) *Meconema* (1)

2) *Gryllotalpa* ♀

Analogie zu den Acridiern.

b. Deckflügel musikalisch, guter Fluginstinkt:

1) *Locusta*, *Decticus*, *Acrometopa*! usw.

2) *Gryllotalpa*, *Oecanthus*?

c. Deckflügel musikalisch, schlechter Fluginstinkt:

1) *Platypleis specc.* (*Gampsocleis*?)

2) *Gryllus domesticus* (Hinweis zu Locustiden)

Gryllus campestris, var. mit unverkürzten Flügeln

Oecanthus pellucens, Deckflügel bereits mehr rückgebildet als bei *Gryllus*, d. h. der distale, netzaderige Teil fehlt.

II. Deckflügel gut ausgebildet, d. h. der unmusikalische, netzaderige distale Teil noch mehr oder weniger verkürzt vorhanden, musikalisch; Hinterflügel verkürzt, Fluginstinkt nicht vorhanden:

1) *Platypleis* }
Xiphidium usw. } in reichlicher Abstufung.

2) *Gryllus campestris*.

III. Deckflügel vorhanden, bei ♂ ausschließlich musikalisch, d. h. der netzaderige Teil fehlt; also verkürzt. Hinterflügel verkürzt oder rudimentär oder fehlend, Fluginstinkt fehlt:

1) *Thamnotrixon cinereum*.

Leptophyes ♂

Odontura ♂

Orphanina.

2) *Nemobius sylvestris*.

IV. Deckflügel völlig verkümmert oder fehlend, un-musikalisch; Hinterflügel fehlen:

1) Weibliche *Thamnotrixon*, *Leptophyes*, *Odontura*, *Saga* usw.

2) *Mogisoplistus*

Gryllomorplus.

Wie sich dies hinsichtlich der Einzelheiten der Muskulatur verhält, dürfte noch weiter zu untersuchen sein.

Nähere Untersuchungen über die vorstehend genannten, dem Rückbildungstypus angehörigen Orthopteren sind bisher außer dem

über *Gryllus domesticus* Mitgeteilten nur noch die von AMANS über *Locusta*; letztere, zwar anatomisch bereits einfacher gebaut (vgl. S. 345 und 510), steht mit *Gryllus* allgemein dem Grundtypus der Geradflügler näher als die Acridier, steht aber zudem noch dem hinsichtlich speziell der Flügelmechanik angenommenen Ausgangstypus, dem der annähernd gleichgestalteten und gleich funktionierenden beiden Flügelpaare, ebenso nahe wie die Acridier.

Vorliegende Aufzählung ist in Anbetracht mangelnder, biologischer und physiologischer Tatsachen nur unvollständig und umfaßt die bekannteren Arten, über die ich mir zum Teil ein eignes Urteil bilden konnte (vgl. auch TUMPEL).

2. Die Weiterentwicklung des Orthopterenflügels.

Unter Zurückstellung der soeben betrachteten Locustiden und Grylliden, deren musikalische Fähigkeit von den Deckflügeln allein (ohne Hilfe der Beine) übernommen wird und welche ganz allgemein eine Rückbildung auch der Hinterflügel, also allgemeine Rückbildung zeigten, ergeben sich nunmehr von dem mit Recht vorauszusetzenden Zustand zweier gleichartiger Flügelpaare aus innerhalb der *Orthoptera* im engeren und weiteren Sinne zwei Entwicklungsrichtungen:

a. Es erhält sich die Gleichartigkeit der beiden Flügelpaare mehr oder minder; eine Betrachtung, welche von den Acridiern, deren musikalische Fähigkeiten mehr verteilt sind, d. h. von den Beinen mit Beteiligung der Flügel ausgeübt werden und daher (den wenig rückgebildeten Locustiden, *Locusta* z. B., nahestehend) zu keinen beträchtlichen Änderungen der Flügel führen, sowie auch von den Mantiden, also zum Teil recht flugbaren Tieren, ausgeht. Die höchste Steigerung erfährt diese Entwicklung unvermittelt bei den fluggewandten Libellen, deren Anatomie bekannt ist, und führt vielleicht auch zu weiteren Vergleichen mit den nahestehenden Neuropteren und den fernerstehenden Trichopteren und Lepidopteren.

Alle diese Insekten — die letzteren sind von AMANS beschrieben — bedürfen noch erneuter Untersuchung; ebenso *Mantis* und die, in der Verwachsung der Thorakalsegmente vorgeschrittenen und daher vom einfachen, in *Locusta* besser dargestellten Geradflüglertypus entfernten Acridier, für welche von AMANS die für *Locusta* mitgeteilten Befunde in Anspruch genommen werden.

b. Ausgehend von Acridiern und Mantiden zeigt die Betrachtung

gleichfalls eine Steigerung der Flugfähigkeit, welche jedoch zu einer Ungleichartigkeit beider Flügelpaare und zur Vorherrschaft und Spezialisierung des Unterflügels führt. Diese Entwicklungsrichtung führt zu den Coleopteren und zeigt auf Grund veränderten Flügel- und Gelenkbaues, sowie andrer Muskulatur in der Rückbildung des Deckflügels und Unterflügels eine dritte Reihe von Parallelerscheinungen zu den Grylliden und Locustiden.

Diese Betrachtung führt über die Blattiden und Forficuliden; bei jenen zeigt sie zugleich eine Faltungsart des Hinterflügels quer zur Längsachse, bei diesen außerdem einen aderlosen Deckflügel, beides Analogien zu den Käfern. Das Costalgelenk muß bei beiden stark genug sein, um die neue Faltungsweise zu beherrschen.

Die Untersuchung von *Locusta* hat nach AMANS auch für Blattiden Gültigkeit! (?)

Die von AMANS für *Acridier* (S. 67 ff.), außerdem für *Locusta* gültigen, noch im besondern gemachten Angaben, sind nur ungenau; sie lassen aber in der Lockerung der Gelenkteile zueinander und der Zweiteiligkeit der arcade terminal (AMANS S. 68) den Blattiden ähnliche und vielleicht zu den Coleopteren führende Abweichungen vermuten. Hiermit ist, vgl. AMANS S. 168, die Stellung der Käfer in der Ableitungsreihe der Dipteren von Orthopteren aus übereinstimmend. Genaue Untersuchungen sind von Interesse.

Genauere Untersuchungen hat SAUSSURE (1868) bei Blattiden bezüglich des Skeletts angestellt: Der oben geschehene (I. Teil, S. 345) morphologische Vergleich ist hinsichtlich der Mechanik dahin zu ergänzen, daß auch hier (trotz, wie es scheint, veränderter Gelenkteile) das aktive »Schulter«feld (huméral) = Costalfeld μ_1 , durch die indirekt wirksame Muskulatur bewegt, für den ganzen Flügel Bedeutung hat. Daß das Axillarfeld, d. h. das Analfeld μ_2 , jedoch bedeutungslos für die Flugbewegung ist, kann für *Gryllus* nicht gelten. Daß es zur Herbeiführung der Ruhelage des Flügels (ohne die Wirkung der Muskulatur) wichtig wird, stimmt mit den Befunden bei *Gryllus* überein: Es ist das den Analgelenkplatten — nicht dem Mittelgelenkstück, wie AMANS fälschlich homologisierte — entsprechende carrée axillaire SAUSSURES, welches bei Blattiden umzukippen bestrebt ist. Es sei auf die, im übrigen auch für *Gryllus* gültige, von SAUSSURE gegebene Darstellung verwiesen, deren Einzelheiten ich nicht zu wiederholen brauche. Bezüglich des den Käfern analogen abgeleiteten Typus der Flügelfaltung bei Blattiden vgl. man das betr. Kapitel SAUSSURES. Die Betonung, daß das Costalfeld

allein aktive flugmechanische Bedeutung habe, ist im Hinblick auf die höheren Insekten von Wichtigkeit.

Nähere Untersuchungen der Forficuliden beabsichtige ich, im Besitze von ausreichendem Material, bekannt zu machen. Die hier vorliegenden Arbeiten beziehen sich auf andre Organe oder sind systematischen Inhalts.

Über die Geradflügler ist demnach zusammenfassend zu sagen: Von dem in *Gryllus domesticus* dargestellten einfachsten Zustande eines plumpen Fallschirmsystems aus ergeben sich über Locustiden und Acridier zwei verschiedene Wege zu größerer und vollkommenerer Flugfähigkeit, welche

einmal zur Betrachtung der Libellen (Abschn. 2, A. S. 699),

zweitens zur Betrachtung der Käfer (Abschn. 2 E, S. 706), als den in beiden Richtungen nächstliegenden Typen führen (15).

Schließlich sei einer eigentümlichen Auffassung AMANS' gedacht, die Geradflügler als rückgebildete Gruppe aufzufassen, von einem Ausgangspunkte aus, der die Merkmale der Planipennier (S. 704) und Pseudoneuropteren in sich vereinigt, und von dem aus die Libellen ohne weiteres abgeleitet werden können.

Über den Thorax von *Gryllus domesticus*,

mit besonderer Berücksichtigung des Flügelgelenks und dessen Bewegung.

(Ein Beitrag zur Vergleichung der Anatomie und des Mechanismus des Insektenleibes, insbesondere des Flügels.)

Von

Friedrich Voß

aus Düsseldorf.

Vierter Teil.

Vergleich der Orthopteren, besonders des *Gryllus domesticus*
mit den übrigen höheren Insektenordnungen.

Vergleich der Geradflügler, besonders des *Gryllus domesticus* mit
den übrigen höheren Insektenordnungen

(in morphologisch-flugmechanischer Beziehung).

Es müßten nunmehr die umfangreiche, zum Teil ältere Literatur hinsichtlich aller Einzelheiten des Chitinskeletts und der Muskulatur unter allgemein morphologischem Gesichtspunkte, wie besonders hinsichtlich des Flügels und seiner Mechanik berücksichtigt, die einzelnen Angaben unter sich und mit *Gryllus domesticus* verglichen und die alte Nomenklatur durch die neue ersetzt werden. Dies ist eine Aufgabe der vergleichenden Morphologie und Mechanik für sich, deren Umfang mich hindert, in diesem Zusammenhange erschöpfend darauf einzugehen. Ich beschränke mich daher in folgendem auf den Flügel und die Flugmechanik (vgl. S. 271, 4).

Die vergleichenden Untersuchungen AMANS' (1885) haben bereits gezeigt, wie die gleichen Prinzipien der Gelenkbildung und des Flügelmechanismus bei allen Insekten wiederkehren, und haben dabei auch die Kenntnis der Muskulatur, deren Beschreibung leider morphologischen Ansprüchen nicht immer genügt, besonders durch das Prinzip möglichst einheitlich topographischer Namengebung bedeutend gefördert. Mit Unterstützung der Untersuchungen REDTENBACHERS

(1886) über die Homologien im Flügelgeäder würden sich die Homologien in den Gelenkbildungen bestätigen und noch ergänzen lassen.

Die folgenden Ausführungen bezwecken, die an *Gryllus domesticus* gewonnenen Anschauungen über die Gelenkbildungen und besonders über die flugmechanisch wichtigen Muskelkategorien (vgl. II. Teil) und Stufen der Flügelmechanik (vgl. III. Teil) mit der aus der Durchsicht der hauptsächlichlichen Literatur erhaltenen Kenntnis in Zusammenhang zu bringen, insbesondere dabei die neue Nomenklatur auf die ältere und auf die französische anzuwenden. Sie bezwecken ferner, das bisher Bekannte in einem einheitlichen, allgemeiner gehaltenen Bilde zusammenzufassen und auf die hierbei zunächst noch auffälligen und störenden Lücken unsrer Kenntnis hinzuweisen. Es wird daher manches Bekannte in andern Zusammenhänge wieder angeführt werden müssen.

In Verfolgung hauptsächlich dieses Zweckes ist die im einzelnen angestellte Vergleichung, d. i. die Aufstellung von Homologien, soweit diese aus den oft ungenauen Angaben der Autoren überhaupt möglich ist, vorerst als ein Versuch zu betrachten, und sie macht daher auf eine erschöpfende Vollständigkeit in der Behandlung unsres Themas keinen Anspruch.

Das Ziel der angestrebten Vergleichung müßte die Aufstellung ausreichender Homologien bis in die Einzelheiten hinein sein, für alle Insekten, sowohl für sich individuell, wie untereinander, in Form einer Tabelle etwa, wie sie für die Muskulatur von *Gryllus domesticus* (S. 456 f.) aufgestellt wurde. Während sich dies für das Chitinskelett nach dem jetzigen Stand der Forschung bereits annähernd erreichen läßt, sind wir hinsichtlich der Muskulatur von dieser Möglichkeit noch weit entfernt.

1. Allgemeine Vorbemerkungen.

Bei der Betrachtung der Flugmechanik in den höheren Insektenordnungen handelt es sich besonders um Beachtung folgender Dinge:

a. Die Lage des Schwerpunktes (vgl. CHABRIER, Tom. VI, S. 435), welche davon abhängt, ob beide Flügelpaare selbständig und flugfähig sind (Libellen, zum Teil Orthopteren und Neuropteren), oder ob die Hinterflügel vorherrschend dem Fluge dienen; wodurch zwar ein gewisser Grad von Flugfertigkeit erreicht wird (Orthopteren, Coleopteren), der jedoch im allgemeinen erheblich hinter der vorgenannten (Libellen) und der nachfolgenden Organisation zurücksteht, oder:

ob die Vorderflügel das hauptsächlichste Flugorgan werden; in letzterem Falle tritt eine energische Konzentration der Segmente nach vorn ein. In ersteren Fällen wird die Balance eventuell durch spezielle Einrichtungen erreicht (vgl. Ephemeriden).

b. Es erfolgt mit gesteigerter Flugbarkeit eine Konkreszenz der Segmente zur »Flügelbrust« (GRABER).

c. Der Flügel ist entweder stets ausgebreitet und wird nach oben zusammengeschlagen; oder er wird nach hinten zurückgeschlagen und im Metathorax häufig mehrfach fächerartig, auch quer, gefaltet; in letzterem Falle sind, falls die Flügel dem Fluge wirksam dienen, die dorsalen Längsmuskeln ausgebildet.

d. Es ist zu verfolgen, inwiefern der morphologische und mechanische Gegensatz von indirekt bewegtem Costalfeld und direkt bewegtem Analfeld durchführbar ist.

e. Es ist in diesem Zusammenhang zu vergleichen, ob der Flügel mehr die Bedeutung eines Fallschirmapparates oder die eines von Luftströmungen weniger abhängigen, energisch-aktiven Flugapparates bekommt.

f. Zur Beurteilung der Organisationshöhe des Fluges ist die Zahl der Flügelschwingungen sehr beachtenswert (v. LENDENFELD, MAREY).

Die nachfolgenden Betrachtungen nehmen besonders auf die Muskulatur Bezug, in welcher die allgemeinen Züge für die Mechanik und Morphologie am deutlichsten anschaulich werden. Die Vergleiche beziehen sich dabei natürlich zunächst auf den Hinterflügel von *Gryllus domesticus*.

2. Vergleichung der einzelnen Ordnungen untereinander.

A. Die Libellen, Odonata (Pseudoneuroptera).

Die Literatur über die Anatomie des Thorax und die Flugmechanik ist eine ziemlich ausreichende:

CHABRIER 1821 Tom. VII, v. LENDENFELD 1881, AMANS 1885 (und 1883 Revue usw.), wo sich S. 470 der Anschluß an die älteren Autoren und eine Kritik derselben vorfindet, behandeln den Flug der Libellen, Skelett und Muskulatur; KLEUKER 1883: Über das Endoskelett, REDTENBACHER 1886: Das Flügelgeäder, POLETAJEV 1879: Die Muskulatur, LUKS 1883: Muskulatur von *Aeschna grandis*, TÜMPEL 1901 gibt Allgemeineres an, PALMÉN: Tracheensystem von *Aeschna* und *Libellula* (HAMMOND 1881, Fig. 14 *Aeschna*).

Hinsichtlich einer genauen Morphologie des Thorax sind nochmalige, über die vergleichende Anatomie der Flügel hinausgehende Untersuchungen erforderlich. Die verworrene, von AMANS verbesserte Nomenklatur erfährt in den Annales, AMANS S. 28 Anm. u. ff. berechnigte Kritik.

a. Das Skelett.

Von den im Vergleich mit *Gryllus* hervortretenden Unterschieden im Skelettbau seien u. a. genannt:

Die geringe Wölbung des Tergits, welche mit der für den Flug reduzierten Bedeutung des dorsalen Längsmuskels — Phragmen fehlen — verbunden ist und der der Richtung der direkten Flugmuskeln entsprechende Bau des Thorax, sowie

im Gelenk die beiden Anschwellungen, deren vordere, tubérosité antérieure (AMANS), das Costalgelenk *cg* bedeutet, und deren hintere, tubérosité postérieure, cubitale nach den von AMANS gegebenen Abbildungen der Gegend des Mittelgelenkstücks entspricht; AMANS selbst homologisiert letztere dem terminal-Gelenkstück, also dem Analgelenk.

Das basilare radii tertii (v. LENDENFELD) mag der mittleren Tergalgelenkplatte a_2 = sigmoide (AMANS) entsprechen.

Eine Analwurzelplatte c_2 fehlt. Neu ist für die Libellen das elastische Band an der Basis der IX. Ader (vgl. auch AMANS).

Die Aderhomologien können etwa folgendermaßen gedeutet werden (vgl. AMANS, Revue 1883, Taf. 11, Fig. 7 mit REDTENBACHERS Tafelfig. 9):

| | | | |
|-------------------------|---|----------------------------|----------------------|
| 1 = proradiale | } | = antérieure | = I. REDTENBACHER. |
| 2 = radiale | | | |
| 3 = subradiale | | = subantérieure | = II. REDTENBACHER. |
| 4 = postérieure | | = 1. cubitale = médiane | = III. REDTENBACHER. |
| 5 = postérieure | | = 2. cubitale = submédiane | = ? REDTENBACHER. |
| 6 = postérieure s. str. | | = postérieure | = IX. REDTENBACHER. |

Auffällig ist die bei *Gryllus* nur wenig, z. B. an der oberen Anheftung der epimeralen Flankenmuskeln pm_6 und pm_7 , angebaute und bei pm_{11} und $IIpm_{12}$ vollzogene, bei den Libellen aber fast allgemein durchgeführte Ausbildung von müthenförmigen Chitinsehnern, wodurch der Flugmechanismus einen höheren Grad der Ausbildung erreicht.

b. Die Muskulatur.

Von den acht von v. LENDENFELD beschriebenen Flügelmuskeln ist einer tergalpleural und als epimeraler Flügelmuskel auf das Anal-feld (bei v. LENDENFELD radius quintus, wohl die IX. Ader REDTEN-BACHERS) bezogen; er ist, gleichfalls von einer der Pleuralleiste lp bei *Gryllus* homologen Innenleiste ausgehend, dem pm_{12} bei *Gryllus* wohl homolog zu setzen (AMANS meint: nicht), da er ja am Anal-gelenk ansetzt: 5) adductor radii quinti c_1 bei v. LENDENFELD.

Von den übrigen sieben Muskeln ist der 8) tensor alae primae, h_1 v. LENDENFELD, als Strecker und Flügelheber ein echter Dorso-ventralmuskel und entspricht als solcher den gleichbedeutenden dm_1 und dm_6 bei *Gryllus* (natürlich im Hinterflügel), insbesondere dem präscutalen dm_6 .

Von den übrigen sechs Flankenmuskeln gehören der 3) flexor alae primae c_1 , der stärkste Flügelmuskel, welcher den Flügel senkrecht hinabzieht und der 4) flexor radii quinti, d_1 v. LENDENFELD, dem epimeralen, auf das Analfeld bezüglichen Teile des Thorax an: Die Homologien müssen noch näher festgestellt werden; mechanisch entsprechen sie dem sechsten und siebenten Pleuralmuskel pm_6 und pm_7 (53, 84) bei *Gryllus*, wobei in dem vierten Muskel, d_1 v. LENDENFELDS, infolge der Bezugnahme auf das Analgelenk, IX. Ader, radius quintus, eine Homologie mit $pm_{6, 7}$ ausgesprochen sein dürfte (10).

Von den vier übrigen Muskeln:

- 1) Abductor alae a_1
- 2) Pronator alae b_1 (radii primi)
- 6) Pronator alae f_1 }
- 7) Supinator alae g_1 }

sind einige den scheinbar pleuralen Flankenmuskeln pm_1 und pm_2 bei *Gryllus* zu vergleichen. Alle sind episternale, auf das Costalfeld bezügliche Flankenmuskeln, welche allgemein die Flügel nach vorn und oben führen; wobei die beiden letzteren bei *Gryllus* nichts Analoges finden, und als Dreher spezielle Bildungen bei Libellen sind (vgl. v. LENDENFELD, Tafel II, III, VI).

Es würden also die bei *Gryllus* als indirekte bezeichneten Muskeln zum Teil bei Libellen einen unmittelbaren Ansatz gefunden haben, wie auch POLETAJEW den Mangel isolierter Gelenkteile hervorhebt.

AMANS nennt, v. LENDENFELD ergänzend, noch weitere vier, also im ganzen zwölf Flügelmuskeln, wie folgt:

1) Einen dorsalen Längsmuskel, über dessen Bedeutung für den Flug nichts gesagt wird; er entspricht dem *III dlm*₁ bei *Gryllus*.

2) Von den Dorsoventralmuskeln sind in dem sternali-dorsal der Muskel *dvm*₇ (78), dessen Begleiter, ein Hilfsmuskel, bei Geradflüglern nicht beobachtet ist, sowie in den beiden pédio-dorsaux die Muskeln *dvm*₁₊₆, als der vordere, und *dvm*_{2, 3, 4}, als der hintere derselben, wiederzuerkennen. Ob in ersterem (*dvm*₇) einer der von v. LENDENFELD genannten vier episternalen Flankenmuskeln, deren AMANS nur drei anführt, zu sehen ist, ist noch zu untersuchen.

3 und 4) Von den episternalen Flankenmuskeln sind drei: nämlich zwei als Präaxillarmuskeln dem *pm*₁₋₃, einer als pleurodorsal dem *pm*₁₁ vergleichbar, ausgebildet. Im epimeralen Flankenbezirk werden vier (von v. LENDENFELD nur drei) Postaxillarmuskeln genannt, von denen der *pm*₆ (53) und der von v. LENDENFELD nicht genannte *pm*₁₂ (59) von *Gryllus* wiederzuerkennen, die beiden andern wohl tergalpleuraler Natur sind.

Es ergibt sich demnach folgendes:

ad 1) Der der Ruhelage des Flügels günstige und bei den übrigen Insekten als Flügelsenker allgemein bedeutsame dorsale Längsmuskel erscheint unwichtig, da die Flügel ungefalt, senkrecht über den Rücken zusammengelegt und nicht in eine horizontale Lage nach hinten geführt werden. Damit im Zusammenhang steht der zellige Typus des Flügelgeäders.

ad 3) Das Analfeld ist rückgebildet, jedoch behalten die auf dasselbe bezüglichen epimeralen Muskeln, senkrecht nach unten wirkende Flügelsenker (v. LENDENFELDS Flexoren, Depressoren bei *Gryllus*), die Bedeutung für den Flug (vgl. grand préaxillaire, AMANS Annales, S. 67).

Die episternalen Flankenmuskeln erhalten durch Spezialisierung im Sinne der Vorwärtsbewegung des Flügels eine (vgl. schon *Locusta*) größere Ausbildung und Vermehrung als bei *Gryllus*.

ad 2) Ein als Heber in ähnlichem Sinne wirksamer Dorsoventralmuskel bleibt am Costalfeld erhalten; bei *Gryllus* sind diese Muskeln viel mehr differenziert.

Es liegen demnach allerdings (v. LENDENFELD) die aktiven Flügelsenker (*pm*) außen, die Flügelheber (*dvm*) innen, was bei den übrigen Insekten meist umgekehrt (*dvm* und *dlm*) ist, bei den Orthopteren bei gleich großer Bedeutung zugleich (*dlm*, *dvm*, *pm*) stattfindet.

ad 4) Die tergalpleurale Muskulatur ist, verglichen mit *Gryllus*, nicht erheblich vermindert.

Die thorakale Muskulatur von *Gryllus domesticus* ist also reichlicher differenziert als bei Libellen. Die Funktionen eines Muskels zugleich als Flügel- und Beinmuskel schließen einander nicht aus.

In fast gleich ausgestalteten Segmenten sind die Vorder- und Hinterflügel nur wenig voneinander verschieden, mit größerem Analfeld der Hinterflügel.

Infolge der beiden unabhängigen Flügelpaare ist noch keine ausgesprochene Verlagerung des Schwerpunktes nach vorn eingetreten.

Wenn nun auch seit den Untersuchungen AMANS' feststeht, daß ein direkter Vergleich der Teile des Flugapparates der Libellen mit dem der übrigen Insekten, selbst Käfern (vgl. v. LENDENFELD, S. 344) möglich ist, und auch den Libellen keiner der prinzipiellen Faktoren (also *dlm*) zum Fluge fehlt, so ist dennoch in den Geradflüglern eine gemeinsame, vermittelnde und verständlichere Grundlage für den Vergleich gegeben. Für den Vergleich mit den Geradflüglern siehe im übrigen AMANS 1885, S. 67; LUKS, S. 548.

Die bei einem hohen Grad der Vollkommenheit ziemlich singulär abweichende Flügelorganisation der Libellen stimmt mit dem frühen paläontologischen Erscheinen überein; es müßten weitere Untersuchungen zeigen, wie weit der Anschluß der Libellen und der übrigen amphibiotischen Pseudoneuropteren usw. an eine gemeinsame, dem Wasserleben sekundär angepaßte Gruppe aus dem Bereich des ältesten Orthopterenstammes des paläozoischen Zeitalters statthaft ist (4).

B. Die Ephemeriden (Pseudoneuroptera).

Hierüber kommen in Betracht, REDTENBACHER (1886) Flügelgäader, (PALMÉN 1877 Tracheensystem), GERSTÄCKER 1874 Kiemen, BRAUER 1882 Skelett. Genaue anatomische Untersuchungen fehlen.

Die verwandtschaftliche (systematische) Stellung zu den Libellen, die netzige Aderung der stets ungefalteten Flügel, welche, wie bei jenen, senkrecht über dem Rücken aneinandergeklappt werden, alle diese Dinge lassen auf eine der bei Libellen ähnliche Flugmechanik schließen. Beachtenswert ist der wenig fördernde und wenig gewandte, ziemlich schwerfällige Flug und die eigentümliche, fallschirmartige Anwendung der Flügel beim Auf- und Niederschweben, da er auf eine senkrecht wirkende, auch bei Libellen nachgewiesene, sog. direkt wirkende Flankenmuskulatur (vgl. pm_1 , 2, 3 und pm_6 bei *Gryllus*) als hauptsächliche Flugmuskulatur einen Rückschluß erlaubt.

Die Tendenz der Rückbildung der Hinterflügel entspricht nicht

den bisher bei Orthopteren und Libellen angetroffenen Verhältnissen. Die Ausbildung der Schwanzborsten, wahrscheinlich als Schwebeapparate, entspricht der noch mangelnden Verlagerung des Schwerpunktes nach vorn und vielleicht der Kleinheit der Hinterflügel. Die beiden Flügel bilden eine physiologische Einheit, ähnlich der bei höheren Insekten, wobei der Hinterflügel die Rolle des bereits erheblich reduzierten Analfächers übernimmt (vgl. *Rhopalocera*).

Über die *Rhopaloceren* vgl. bei den Lepidopteren.

C. Die Perliden (*Pseudoneuroptera*).

Auch hier fehlen nähere anatomische Angaben. In der vorzüglichen Ausbildung des Analfächers, in dessen Faltbarkeit, sowie in dem Vermögen, die Flügel nach hinten über den Rücken zusammenzulegen, nähert sich dieser Formenkreis den Orthopteren (vgl. Blattiden) und scheint trotz z. T. netziger Flügeladerung und trotz larvalen Wasserlebens — die Anpassungsweise der Larven ist ja eine andre als bei Ephemeriden (PALMÉN) — den Ephemeriden sehr fern zu stehen. Auch hier sind indirekt wirkende, dorsale Längsmuskeln als aktive Flugmuskeln zu erwarten. Auch die Verwandtschaft, weniger die mit Neuropteren, mehr mit Libellen dürfte weit zurückliegen und, wie bei jenen, auf einen Orthopterentypus im weitesten Sinne als Grundlage zurückverweisen.

Literatur: COMSTOCK 1898/99, REDTENBACHER (1886) Flügelgeäder, (PALMÉN 1877, Tracheensystem), GERSTÄCKER 1874, Tracheenkiemen.

D. Die Netzflügler (*Neuroptera*).

Untersuchungen sind vorhanden: von CHABRIER: Über die Flugmechanik von *Myrmeleo*, 1821; von AMANS 1885: Über die Anatomie der Flugorgane der *Panorpa*; von COMSTOCK 1898/99 und REDTENBACHER 1886: Über das Flügelgeäder. LUKS 1883 macht die Befunde an der Muskulatur von Libellen auch für Neuropteren geltend; KLEUKER 1883, Über das Endoskelett (PALMÉN 1877, Tracheensystem).

1. Planipennier.

Rein äußerlich betrachtet nehmen sie zwischen vorgenannten Pseudoneuropteren und den übrigen Insekten insofern eine Mittelstellung ein, als sie den Besitz ungefalteter, netzadriger Flügel mit der Fähigkeit vereinigen, dieselben nach hinten über den Rücken dachförmig zusammenzulegen (vgl. Wirksamkeit des *dlm*). Der im allgemeinen plumpe Flug ist bei Panorpiden gewandt.

CHABRIER 1821, Tom. 7, Taf. 10, Fig. 10 gibt je einen dorsalen Längsmuskel für beide Flügelsegmente von *Myrmelco* an; für die drei indirekt wirkenden dorsoventralen Flügelheber ist eine genaue Bestimmung nicht möglich.

Speziellere Untersuchungen liegen durch AMANS über *Panorpa* vor, welche zugleich einen ausführlichen Vergleich mit den Geradflüglern und Pseudoneuropteren (Libellen) enthalten. Aus diesem ergibt sich eine vermittelnde Stellung der Planipennier zwischen den beiden letztgenannten Ordnungen.

Ihre Ähnlichkeit mit den Libellen ist hinsichtlich der einander gleichenden, voneinander unabhängigen, netzaderigen und ungefalteten Flügel mehr äußerlich; in Wirklichkeit kommen sie den Geradflüglern sehr nahe, verhalten sich vielfach noch primitiver als diese, oder sie schreiten in der Richtung erhöhter Flugfertigkeit fort (Richtung Coleopteren vgl. S. 710 f.); diesbezügliche Merkmale sind:

Lose, auch mit dem Sternum nicht verwachsene Pleuren.

Gleichartige Bildung der Thorakalplattenteile in beiden Segmenten.

Verwachsung der Tergite (Phragmen?) infolge der vorzüglichen Bedeutung der dorsalen Längsmuskeln für den Flug. Zugleich dachförmige Haltung der Flügel.

Die Gelenkbasis der Flügel steht gleichfalls der der Geradflügler näher als der der Libellen. Wichtigere Unterschiede von Orthopteren beruhen

im appareil de pronation, = der Episternalgelenkplatte *ep*, und in einer commissure antépleuro-dorsale, d. h. einem vor dem Gelenk gelegenen, Tergit mit Episternum verbindenden (vgl. Präsegmentallamelle *tr*?) Chitinstück;

in der Trennung des Mittelgelenkstückes h_1 , der lame carrée, in einen gesonderten dorsalen, mit der mittleren Tergalplatte a_2 vereinigten, und einen pleuralen, als submédian bezeichneten, dem pleuralen Balken (vgl. S. 328, I. Teil) entsprechenden Anteil.

Über das Flügelgeäder sind die Ergebnisse REDTENBACHERS von neuem zu vergleichen; im übrigen sei auf S. 72 bei AMANS verwiesen.

Wenn sich auch AMANS mit Übergang von Einzelheiten unter Hinweis auf den Orthopterencharakter der Planipennier wesentlich nur auf einen für allgemeine Auffassung genügenden Vergleich beschränkt, so ist eine erneute Untersuchung zur Ermöglichung einer eingehenden vergleichenden Anatomie erforderlich, zumal sich in der »mit den Geradflüglern völlig vergleichbaren Muskulatur (S. 71 der

Annales); gerade für die Morphologie wichtige Abweichungen ergeben werden, und gerade *Panorpa* infolge ihrer Fluggewandtheit auch abweichende, besondere Organisationsverhältnisse vermuten läßt.

Die Merkmale primitiver Organisation berechtigen zu dem Rückschluß auf ein hohes Alter der Gruppe (vgl. Libellen S. 703 und Orthopteren S. 696), welches bezüglich der Flügel eine selbständigere Ableitung der Neuropteren von breiterer, den Geradflüglern verwandter Basis aus gestattet.

2. Die Phryganeiden, Trichoptera.

Obwohl AMANS das für Planipennier Angegebene auch für Phryganeiden geltend macht, so sind hierüber spezielle vergleichend-anatomische Untersuchungen erforderlich.

In Ermangelung näherer Einzelheiten kann daher vorläufig nur auf die Fähigkeit, die Flügel über den Rücken dachförmig zusammenzulegen und auf die noch im Analfächer nur mäßig rückgebildeten, vielfach in Längsfalten zusammenlegbaren Hinterflügel verwiesen werden. Es weist der beim Fluge wahrscheinlich vorherrschende, dorsale Längsmuskel auf die Orthopteren (Linie 2, S. 694, b) hin, während anderseits bekanntlich Beziehungen zu den Neuropteren und Lepidopteren bestehen; Untersuchungen über die Flügelanatomie könnten daher interessante Aufschlüsse erwarten lassen.

Literatur: AMANS (1885), REDTENBACHER (1886), KLEUKER (1883).

In den nun folgenden Insektenordnungen drücken sich bestimmte, einem großen Formenkreis gemeinsame, typische, Entwicklungszustände aus, welche in scharfen Gegensatz zu dem der Libellen treten und sich zunächst auf die Orthopteren zurückführen lassen.

E. Die Käfer, Coleoptera.

Literatur. Die Coleopteren bedürfen gleichfalls einer neuen, ausführlichen und vergleichenden Durcharbeitung: Allgemeiner gehalten sind die Untersuchungen GRABERS 1877 und KOLBES 1893. An spezielleren Arbeiten sind zu nennen: KLEUKER Über das Endoskelett, LUKS 1883 Muskulatur von *Dytiscus* und BREED 1903 Muskulatur von *Thymallus*; außerdem besonders vergleichend anatomisch brauchbar: CHABRIER 1821, Tom. VII und STRAUSS-DÜRKHEIM 1828 über Skelett, Muskulatur und Mechanik von *Melolontha*, dessen Angaben von AMANS 1885 mit besonderer Bezugnahme auf die Anatomie und Mechanik der Flugorgane von *Melolontha* (*Cetonia* und *Hydrophilus*)

ergänzt und verbessert werden, besonders auch rücksichtlich der Nomenklatur; ferner COMSTOCK 1898/99, REDTENBACHER 1886 und KOLBE 1901 über das Flügelgeäder.

Der nachfolgende Vergleich mit *Gryllus domesticus* bezieht sich hauptsächlich auf *Melolontha* — STRAUSS und AMANS. Hinsichtlich des Skeletts habe ich mich im allgemeinen auf STRAUSS-DÜRKHEIM, im speziellen für die Flügelgelenke auf AMANS bezogen, ohne die Angaben beider in Einklang bringen zu wollen. Bezüglich der Flugmuskulatur habe ich beider Befunde mit *Gryllus domesticus* und nur insofern, mittelbar, auch untereinander verglichen (5).

I. Im Metathorax.

a. Das Skelett.

Im Hinterflügel (vgl. STRAUSS-DÜRKHEIM Taf. III und IV) kann außerhalb der Ordnung der Geradflügler im Vergleich zu den übrigen höheren Insekten das Analfeld noch am vollständigsten erhalten sein, was sich im Bestande der XI. und auch noch der XII. Ader (Cupesiden KOLBE) zeigt; auch in dem bei vielen Coleopteren erhaltenen Fortbestande zahlreicher und vollständiger Paralleladern ist ein Hinweis auf dem Orthopterenflügel angenäherte Verhältnisse enthalten. Der Gelenkansatz des Flügels erfolgt, wie bei Geradflüglern, in längerer Linie; der Abbruchsrand ist jedoch nicht gerade, sondern gebogen.

Die Gelenke des episternal bezogenen Costalfeldes μ_1 zeigen eine größere Komplikation durch die als Teilstücke des Costalgelenks cg aufzufassenden, mit dem Tergit und der Vorderpleura, Episternum, in Verbindung tretenden Apophysen-Fortsätze: apoph. inférieure mit dem appareil (osselet) de pronation = Episternalgelenk ep bei *Gryllus*; apoph. antérieure, vielleicht dem Costalgelenkkopf ck entsprechend; apoph. inférieure, interne mit der Tergalgelenkplatte a_1 . Das aufgetriebene Costalgelenk cg selbst, — die Vereinigung von sechs Nerven des Costalfeldes! —, wird besser mit tubérosité antérieure bezeichnet, als mit humerus, einem Namen von mehr regionaler Bedeutung (vgl. AMANS, Annales S. 152 unt. Absatz und S. 153 über die Pleuralhöhle). Das Costalgelenk muß — vgl. die Blattiden mit abgeleitetem Typus der Flügel und die Forficuliden — stark genug sein, um die Querfaltung des distalen Flügeldes zu regulieren.

Das Sigmoid scheint hier als Antésigmoid der vorderen Tergalplatte a_1 zu entsprechen, wie es die Lage zum Tergalhebel th und Tergalspalt (fente dorsale) ts wahrscheinlich macht; jedenfalls müßte

es als mittlere Tergalplatte hinten eine ganz erhebliche Verkürzung erfahren haben. Die mittlere Tergalplatte a_2 würde alsdann mit dem hier auch »dorsal sichtbaren (AMANS) submédian-Gelenkstück« zum *pièce quadrilatère*, dem Mittelgelenkstück b_1 , zusammengetreten sein, dessen gleichfalls viereckiges Aussehen von oben dem Verhalten bei Geradflüglern entspricht (S. 151, unt. Absatz der Annales).

Das *rétro-médian*-Gelenkstück ist neu.

Hinter der nervure submédiane = VII. + V. Ader beginnt mit den nervures postérieures, P = IX. Ader, das Analfeld. Mit dem Tergit durch das dorsoterminal, = der hinteren Tergalplatte a_3 , verbunden, ist seine Gelenkbasis, die der *Locusta* ähnliche Analfeldwurzel *aw* (vgl. Annales S. 156, Abs. 2), von *Gryllus* abweichend gestaltet. Die dem von Acridiern her Bekannten entsprechende Trennung der letzteren in zwei Teile gestattet den Vergleich des vorderen derselben mit den Analgelenkplatten c_2 , d_2 , e und dem Analgelenkkopf *ak* bei *Gryllus*; der hintere, der arcade terminal (vgl. I. Teil, S. 322, 345 f.) zugehörige Teil ist erheblich rückgebildet.

Die schon bei dem Vergleich der Figuren, besonders der mesothorakalen Gelenkteile von *Gryllus domesticus* (im I. Teil, Tafelfig. 11) und des Hinterflügelgelenkes der *Locusta* (AMANS, Revue 1884 Taf. III, Fig. 2 und Annales 1885 Taf. 3, Fig. 1), auffallenden allgemeinen Ähnlichkeiten lassen sich nach AMANS besonders durch *Cicindela* und *Dytiscus* noch besser vermitteln.

Es ist zur Ausbildung sog. müthenförmiger Schnenplättchen in höherem Maße gekommen als bei *Gryllus*.

b. Die Muskulatur.

Infolge der, eine geringe Beweglichkeit des Thorax in sich nicht verhindernden, Concrescenz der Thorakalsegmente sind nach STRAUSS-DÜRKHEIM Muskeln in den Dienst der Flugbewegung getreten, welchen bei *Gryllus* eine zum Teil rein intersegmentale Bedeutung zukam; solche sind: ein ventraler Längsmuskel des Mesothorax (*II rbm*) und zwei, dem musculus adductor lateralis (*am*) bei *Gryllus* ähnliche Muskeln; außerdem zwei, dem *II ism* und dem *II dlm₁*! des Mesothorax von *Gryllus* entsprechende Muskeln, die sich dort auf die Präsegmentallamellenbildung bezogen. Als Flugmuskel neu ist ein weiterer, kräftiger, dem *III dlm₃₊₄* bei *Gryllus*, = latéro-dorsal (AMANS), homologer Längsmuskel.

Bei Hinzunahme der soeben genannten sechs, bei *Gryllus*

nicht in unmittelbarem Zusammenhang mit der Flugbewegung stehenden Muskeln sind 17 Muskeln für den Flug von *Melolontha* in Betracht zu ziehen, nach deren Abzug jedoch bei STRAUSS-DÜRKHEIM nur noch elf zur Vergleichung mit den — bei Hinzunahme von *III dlm₁* (37) — 15 Flügelmuskeln im Metathorax von *Gryllus* übrig bleiben. AMANS jedoch gibt nur zehn Flugmuskeln im Metathorax des Käfers an, deren genaue Vergleichung mit denen von *Gryllus* schwierig ist. Den Einklang aller dieser Angaben herbeizuführen, bedarf es weiteren, eingehenderen, kritisch vergleichenden Studiums.

1) Ein dorsaler Depressor, *III dlm₁*, und

2) zwei dorsoventrale Elevatoren entsprechen dem großen rückgebildeten dorsalen Längsmuskel von *Gryllus* bzw. den episternalen Dorsoventralmuskeln *III dvm* ebendort. — Der eine der dorsoventralen Muskeln, sternali-dorsaux AMANS', entspricht dem im Metathorax von *Gryllus* fehlenden *dvm₇* (aber *II dvm₇*!), während in dem andern und seinem merkwürdigen Teilmuskel wahrscheinlich die ganze *dvm₂₋₅* Gruppe von *Gryllus* vertreten, und ein *dvm₆* (47) nicht zur Ausbildung gekommen ist.

Sie (1 und 2) sind als indirekt wirkende Flügelmuskeln bezeichnet; vgl. Stufe b und f, S. 652 und 663, und der Beinbewegung anscheinend entzogen.

3) Zwei, dem Expansor bzw. dem direkten Depressor, also »Flanken«muskeln bei *Gryllus* ähnliche dorsoventrale Muskeln, deren einer dem *pm₁₄* des Mesothorax (vgl. Stufe c, 2), deren anderer nach der oberen Insertion (cupule subterminale, vielleicht gleich Epimeralgelenkplatte *p₁*) beurteilt, — aber doch mit großem Vorbehalt — dem *pm_{6, 7}* zu homologisieren ist, sind bei *Melolontha* als »Extensoren« bezeichnet (STRAUSS); vgl. die *muscles préaxillaires* und *postaxillaires* bei AMANS. Vertreter der zugleich an den Beinen wirksamen *III pm_{1, 2, 3}* scheinen demnach bei *Melolontha* zu fehlen!

4) Die Zahl der bei *Gryllus* vier tergalpleuralen Muskeln hat sich um zwei vermehrt. AMANS führt unter den Axillarmuskeln nur drei an, wobei noch hervorgehoben werden mag, daß der *pm₁₂* im Gegensatz zum Mesothorax, ebenso wie bei *Gryllus*, einfach bleibt.

Die Muskulatur läßt die Ausbildung eines deutlichen, dem Anal-felde angehörigen epimeralen Abschnittes, dessen Fehlen jedoch ausgeschlossen erscheint, bei STRAUSS-DÜRKHEIM nicht recht erkennen; jedenfalls ist die Homologisierung des *pm_{6, 7}*, des epimeralen Depressor, noch zweifelhaft. Es würde dann dieser direkte Flügelsenker durch den bereits bei Orthopteren vorherrschend werdenden

indirekten Flugmuskel (sechste Stufe f, S. 663) vertreten sein, jedenfalls aber in der Funktion von ihm übertroffen werden.

Außer diesem dienen die tergalpleuralen Muskeln bei der Flugbewegung speziellen, regulatorischen Aufgaben und zwar, etwas anders als bei *Gryllus*, im Sinne der nach hinten und abwärts gerichteten Flügelbewegung. Inwiefern ein Vergleich derselben mit pm_7 und pm_{12} bei *Gryllus* berechtigt ist, bedarf nochmals einer eingehenden Untersuchung.

Im Gegensatz zu *Gryllus* sind die den Flügel ausbreitenden Muskeln geringer an Zahl, als die den Flügel nach unten-hinten führenden und der Ruhelage günstigen Muskeln; sie sind aber kräftiger als dort und durch eine Neubildung verstärkt.

Der Unterschied zwischen direkt und indirekt wirkender Flügelmuskulatur zeigt sich als prinzipiell wertlos, da die den indirekten $pm_{1,2,14}$ bei *Gryllus* entsprechende Flankenmuskulatur hier als eine direkte zu bezeichnen ist.

Die für den Flug bedeutsame spezielle Flugmuskulatur ist entsprechend der erhöhten Flugfähigkeit im Vergleich mit den Geradflüglern vermehrt und zwar durch Differenzierung einer tergalpleuralen, nicht, wie bei letzteren, dorsoventralen Flankenmuskulatur.

Es ergibt sich demnach folgendes: Es gibt Muskeln, welche zugleich Bein- und Flugmuskeln sind. Zugleich ist bei diesen, sich hauptsächlich noch mittels der Beine fortbewegenden Tieren die sternale ausschließliche Beinmuskulatur reichlich ausgebildet. Alles ähnlich wie bei *Gryllus*.

Eine dorsoventrale Trochanterenmuskulatur fehlt.

Zusammenfassend ist also zu sagen:

Die Coleopteren stehen dem Typus der Orthopteren sehr nahe; die für *Melolontha* mögliche Ableitung der Muskulatur aus der der Geradflügler dürfte durch das Studium anderer Orthopteren und niederer Coleopteren noch erleichtert werden können. Die Käfer sind eine Weiterbildung in einer von den Libellen divergenten Entwicklungsrichtung, für welche in den Blattiden und Forficuliden Hinweise enthalten sind. Wie bei letzteren ist der Flug bereits sicher und schnell, jedoch bei noch mangelnder Konzentration und Verlagerung des Schwerpunktes nach vorn wenig gewandt. Während bei den Geradflüglern die Flugbewegung vielfach durch die Sprungbeine veranlaßt und unterstützt wird, sind bei Coleopteren allgemein besondere Zurüstungen zum Fluge zu beobachten.

Indem die den Hinterflügel senkrecht herabziehenden Muskeln (direkte Flugmuskeln pm_6), wenn vorhanden, erst in zweiter Linie bedeutsam werden, kommt der indirekt wirkende, den Hinterflügel nach hinten und unten führende dorsale Längsmuskel als kräftiger Flugmuskel — mitsamt der tergalpleuralen Muskulatur — zur Vorherrschaft, worin zugleich mit der Längsfaltung des Flügels und der Möglichkeit, ihn nach hinten über den Rücken zusammenzulegen, ein Zusammenhang besteht. Die Hinterflügel bedürfen zum Fluge einer wesentlichen Unterstützung durch die Vorderflügel nicht. Analog, jedoch anders begründet als bei Orthopteren, tritt ja eine Rückbildung der Hinterflügel mit der Bewegungsunfähigkeit der zu andern speziellen Funktionen ausgebildeten Deckflügel ein.

II. Im Mesothorax.

Am Deckflügel,

dessen Skelett ich nicht im einzelnen mit dem der Geradflügler vergleiche, ist eine größere Reduktion der Muskulatur eingetreten.

Von den vier, nach AMANS sieben Muskeln ist nach STRAUSS-DÜRKHEIM nur ein dorsoventraler, wohl den beiden *muscles sternali-dorsaux* nebst dem Präaxillarmuskel bei AMANS, dem *dem₇* oder pm_{14} bei *Gryllus*, entsprechender »Extensor« erhalten geblieben (6). Die drei übrigen Muskeln (vgl. $pm_{12, 13}$, pm_7) sind tergalpleural und dienen (vgl. pm_{12} bei *Gryllus*?) der Ruhelage oder regulatorisch (flexor) (vgl. Fig. 7, Taf. IV STRAUSS-DÜRKHEIMS). Es entspricht dem Verhalten bei *Gryllus*, daß der dorsale Längsmuskel, im Gegensatz zu den für den Flug bedeutsamen Deckflügeln andrer Orthopteren, nur intersegmentale Bedeutung im Mesothorax hat, außerdem, daß auch hier, gegensätzlich zum Metathorax, im Mesothorax der *muscle du tampon* zweiteilig ist = $pm_{12} + 13$.

CHABRIER hat gezeigt (Tom. 6, S. 437, 439), daß die Elytren, als Flugorgane von mittelbarer Bedeutung, auch in ihrer Bewegungsweise vom Hinterflügel abhängig sind, Verhältnisse, die durchaus andre sind, als bei den Orthopteren (vgl. vorher). Es ist demnach nochmals an dieser Stelle hervorzuheben, daß die Reduktion der Deckflügel bei Orthopteren zu einem schnellen Rückfall in allgemeine Flugunfähigkeit führt, daß bei Käfern die Übernahme spezieller Funktionen seitens des Deckflügels (Drüsen, Schutz) die Entwicklung der Hinterflügel zu höherer Flugfertigkeit nicht hindert, daß im ersten Falle jedoch eine morphologisch völlige Übereinstimmung beider Flügelpaare sich erhält, bei

Käfern jedoch eine weitergehende Rückbildung im Flügelgelenk und der Muskulatur eintritt.

Ob die Blattiden und besonders die Forficuliden auch hierin eine vermittelnde Stellung einnehmen, bedarf erneuter Untersuchung. Von besonderem Werte würde ein Vergleich der hier eintretenden verschiedenen Gelenkbildungen und ihrer Bedeutung für die Flügel-faltung sein müssen.

Für die Stellung der

Strepsiptera

bleibt der Anschluß an die Käfer (vgl. auch Tabelle bei v. LENDEN-FELD S. 305) als wahrscheinlich bestehen.

F. Die Hautflügler, Hymenoptera.

Von der Literatur über den Thorax der Hautflügler in vergleichend-anatomischer Hinsicht kommt hauptsächlich in Betracht: JURINE 1820, *Xylocopa*; CHABRIER 1822, Tom. VIII, bes. Skelett und Mechanik von *Bombus*, *Scolia*, *Sirex*, *Sphex*; MAC LEAY 1830 *Polistes*; REINHARD 1865; LUBBOCK (1879) 1881, *Formica*; BRAUER 1882, Morphologisches über *Vespa* und *Atta*; KLEUKER 1883, Endoskelett; LUKS 1883, über Muskulatur von *Bombus lapidarius*; AMANS 1885, Flugorgane, Anatomie und Mechanik von *Sirex* und *Xylocopa* unter Vereinigung alter und neuer Nomenklatur; ADOLPH 1880/83, REDTEN-BACHER 1886 und COMSTOCK 1898, 99, Flügelgeäder (7).

Alle diese Befunde bedürfen einer kritischen Zusammenfassung und machen besonders bezüglich der Muskulatur ernente Untersuchungen nicht überflüssig.

Die Spezialisierung des Flügels und seiner Gelenke und Muskeln geschieht bei den Hautflüglern in einer Richtung, welche zur Vorherrschaft des Vorderflügels und zu einer funktionellen Einheit (am vollkommensten bei den Aculeata) der beiden Flügel führt. Die hohe Ausbildung der Flugfertigkeit und die Möglichkeit, die gefalteten Flügel über den Rücken zusammenzulegen, die Art der Flugbewegung lassen die mächtige Entwicklung des dorsalen, längslaufenden Flügelsenkers verständlich erscheinen. Wie im allgemeinen, so spricht sich auch in den Flügeln eine von dem allgemeinen Grundschemata der Geradflügler entfernte Organisation aus. Die Hymenoptera phytophaga, terebrantia, mit sessilem Abdomen jedoch sind noch nicht so weit verändert, als daß sie nicht einen Übergang zu den Neuropteren vermittelten. Es wird daher bei der Betrachtung der Chitintteile der bei

AMANS auf *Sirex* bezügliche Abschnitt besonders berücksichtigt (vgl. AMANS, Anal. 1885, Taf. X, Fig. 4) (7).

a. Das Skelett.

Mit der weitgehendsten Conrescenz und teilweisen Rückbildung in den Thoraxsegmenten geht eine völlig indirekte, auf thorakalen Spannungsverhältnissen beruhende Flügelbewegung zusammen. Der Schwerpunkt ist nach vorn verlagert.

Wie das Flügelgeäder vom Ausgangstypus weit entfernt ist, so ist auch bei kleinerem Ansatzbezirk des Flügels in der Gelenkbildung eine Konzentration besonders bei den Hymenoptera aculeata eingetreten. Es ist noch zu untersuchen, ob die »valve radicale« im Mesothorax der letzteren mit dem Tergalhebel *th* bei *Gryllus* vergleichbar ist; jedenfalls gleicht demselben bei *Sirex* auffallend der vor der fente metanotale, dem Tergalspalt *ts*, befindliche Vorsprung.

Eine durchgreifende Trennung von Costalfeld β_1 und Analfeld β_2 drückt sich im Gelenkbezirk aus.

In ersterem sind in der tubérosité (osselet) antérieure die zum Costalgelenk *cg* vereinigten nervures: antérieure (*a*) = I REDTENBACHER und subantérieure (*s.a*) = III REDTENBACHER enthalten. Das osselet de pronation = osselet subantérieur entspricht dem episternalen Gelenk *ep* bei *Gryllus*.

Das sigmoïde — bei *Sirex*, nicht aber bei *Bombus*, von der lame carrée d. i. dem dorsalen Anteil des Mittelgelenkstücks b_1 (wie bei *Gryllus* und Neuropteren durch ein Ligament) getrennt (AMANS) — enthält neben der mittleren Tergalplatte a_2 vielleicht noch die vordere a_1 , welche letztere sich andernfalls mit der écaillette, als antésigmoïde (AMANS S. 77) vergleichen läßt.

Dem bei *Sirex* also freien, zutreffend (S. 85, s. Annal.) als intermédiaire bezeichneten dorsalen Teil des Mittelgelenkstücks entspricht pleural das bei AMANS gut beschriebene, verlängerte submédiane (omoplate), vgl. »Pleuralbalken« (S. 328 im I. Teil) bei *Gryllus*.

Hinter der basal sehr beweglichen submedianen Ader (*sm*) = VII REDTENBACHER (vgl. *Gryllus*), folgt die erste Analis IX = nervure postérieure *p* (und p_1 = XI?), mit den beiden gelenkig verbundenen Teilen der Analfeldwurzel, d. i. der Arkade (I. Teil S. 322, 345) und der Analgelenkwurzel nebst Analgelenkkopf *ak* (also arcade terminale + terminal nebst tampon), welche, — hier mit dem Tergit durch das lange Ligament des terminal = c_2 Gelenkstückes, und zur lame de supination = das dorsoternale Gelenkstück, d. i. der

hinteren Tergalplatte a_3 , (vielleicht [AMANS S. 104] gleichbedeutend mit dem [aber vielleicht auch der hinteren Epimeralgelenkplatte p_2 vergleichbaren?] vectiforme der Hym. aculeata? [vgl. CHABRIER]) unmittelbar verbunden —, *Gryllus* gegenüber große Vereinfachung zeigen.

Die mächtige und eigenartige Entwicklung des Costal (CHABRIER) == Dentophragma (BRAUER), nicht »Meta«-Phragma (LUKS) — vgl. *Gryllus* —, führt zu einer, schon bei *Terebrantia* deutlichen, aber erst bei den Hym. aculeata erheblichen Beschränkung des metathorakalen Innenraumes.

b. Die Muskulatur (8).

1. Im Mesothorax.

Hinsichtlich der Muskulatur hat sich CHABRIER seiner flugphysiologischen Aufgabe gemäß absichtlich auf allgemeinste Angaben der groben Anatomie (drei Muskeln!) beschränkt, die nach AMANS, *Xylocopa* ergänzt seien:

2 und 3) Die dorsoventrale, den Flügel spannende und nach vorn führende, indirekt wirkende Muskulatur vereinigt bei CHABRIER die Elevatoren (Stufe b, S. 652) und Expansoren (Stufe c, S. 653); sie ist sehr vereinfacht aber sehr kräftig. Nach AMANS enthält sie zwei dorsoventrale, als sternali-dorsaux den dem bei *Gryllus* entsprechende, Anteile und den dem $IIpm_{14}$ ebendort entsprechenden präaxillaren (episternalen) »Extensor«.

Außerdem ist der postaxillare (epimerale) Muskel dem pm_6 homolog.

Noch mehr speziell läßt sie sich, in Anbetracht der Concrescenz der thorakalen Segmente, mit den bei *Gryllus* vorhandenen Einzelmuskeln schwer vergleichen; insbesondere erscheinen auch die sog. direkt wirkenden »Extensoren« nicht gesondert, $pm_{1,2,3}$. Diese dcm sowie

1) der große dorsale Längsmuskel dln , der von AMANS insofern als »Heber des Sigmoides« bezeichnet ist, als sich bei diesem Vorgang der Flügel senkt, lassen sich jedoch auf das allgemeine Schema für Geradflügler leicht zurückführen.

Ein dem dln_{3+4} entsprechender laterodorsal-Muskel ist wiederum kräftiger als bei *Gryllus*.

4) Ob unter den beiden übrigen der vier Axillarmuskeln der eine der tergalpleuralen Muskeln dem pm_9 (oder aber pm_7 ?) entspricht, kann vorbehaltlich der zweifelhaften Homologie des Os vectiforme (Hym. aculeata) vermutet werden (CHABRIER). Außerdem ist nach AMANS ein pm_{12} als muscle du tampon vorhanden.

LUKS gibt vier, den tergalpleuralen ähnliche Muskeln an, die wohl den vier Axillarmuskeln bei AMANS entsprechen.

Obwohl die Abbildungen bei CHABRIER und BRAUER die Unabhängigkeit der Beinbewegung von Flügelmuskeln veranschaulichen, gibt ersterer an, daß dorsoventrale Flügelmuskeln zugleich Beinmuskeln sind. AMANS' Angaben für *Xylocopa* lassen letztere Bedeutung nur noch für den postaxillaire pm_6 wahrscheinlich.

Die drei, von AMANS bei *Sirex* genannten Stufen der Flügelbewegung können leicht auf das für *Gryllus* gegebene Schema zurückgeführt werden gemäß obiger Muskelhomologien.

2. Im Metathorax.

Die Unselbständigkeit der mit dem Vorderflügel verbundenen Hinterflügel hat zu einer Reduktion der Muskulatur, bzw. Übernahme anderer Funktionen seitens derselben, im Sinne der Bewegung des Abdomens z. B., geführt. Besonders ist mit den Rückbildungen im Tergit der Fortfall der dorsoventralen Muskeln *dvm* eingetreten. Der dorsale Längsmuskel des Metathorax ist verkürzt erhalten, als *Muscle costali-abdominal* CHABRIER, mit der Bedeutung wohl als Antagonist zum mesothorakalen. LUKS beschreibt ihn fälschlich als abdominalen dorsalen Längsmuskel (vgl. dort Fig. 24 *ab*) und vgl. mit Lepidopteren (*Heterocera*).

Von den vier Axillarmuskeln im Mesothorax sind hier, mit Ausnahme von pm_9 , noch drei erhalten, vgl. mit pm_6 (53), pm_{12} (59) und pm_{14} (91). LUKS nennt zwei direkte Flügelmuskeln: den dem pm_{14} entsprechenden »Flexor« (Fig. 26 *fa*, vgl. das auf S. 648 a, b, 659 f., 676 e, 1 Gesagte) und den tergalpleuralen pm_{12} . Da aber noch fünf Spezialmuskeln (AMANS), deren genaue Vergleichung ich hier nicht durchführen kann, hinzutreten, sind also auch für den Metathorax (der *muscle du collier*, vgl. *Idlm_{3+4}*, ist doch eigentlich nicht mitzurechnen!) acht Flugmuskeln zu nennen.

Im Vergleich mit Geradflüglern und mit dem Mesothorax ergeben sich demnach ganz bedeutende Reduktionen in der normalen Flügelmuskulatur.

Die Organisation des Hymenopterenflügels zeigt allgemein, daß eine Weiterbildung der drei bei Orthopteren gleichfalls in Betracht kommenden Flugmuskelkategorien eingetreten ist, im Sinne einer mehr indirekten, von Libellen abweichenden Flügelbewegung und — wiederum abweichend von den Coleopteren und Planipenniern, Perliden, Phryganiden — hauptsächlich im Mesothorax; es erscheint

überhaupt die vollkommenste Flugfertigkeit mit der Funktion des mesothorakalen Flügelpaares verbunden, was ja besonders die Dipteren zeigen.

Über die mechanische Bedeutung der Flügelalten, Zellen und Haare vgl. CHABRIER, Tom. VI, S. 430 ff.

Es zeigt sich bereits hier, und es gilt dies gleichfalls für Lepidopteren und Dipteren in deutlicher Weise, daß die Größe der Hinterflügel bis zu einem gewissen Grade größerer Schnelligkeit beim Fluge hinderlich ist, dann aber nützlich ist und erhalten bleibt; daß bei fehlendem Hinterflügel Anhangsgebilde der Vorderflügel (Dipteren) oder des Körpers (Ephemeren) als Ersatz eintreten.

Eingehende Vergleichung würde zeigen, wie weit die z. B. im freien ersten Hinterleibssegment ausgedrückte und auch sonst allgemeiner angenommene Beziehung der »pflanzenfressenden Hautflügler« zu andern Insektenordnungen, bes. den Lepidopteren, nach AMANS Neuropteren, auch im Flugapparat zum Ausdruck kommt.

G. Die Zweiflügler, Diptera.

Literatur: Folgende, zu vorliegendem Thema in Beziehung stehende Arbeiten sind zu nennen: Außer den mehr allgemein gehaltenen Angaben GRABERS 1877 und KOLBES 1893 noch CHABRIER 1822, Tom. VIII über Flugmechanik und Gelenke; REINHARD 1865, BRAUER 1882, Morphologie des Thoraxskeletts; KLEUKER 1883, Endoskelett; LUKS 1883, Muskulatur von *Musca vomitoria*; LOWNE 1870, KÜNKEL 1875, HAMMOND 1881, Thorax von *Musca* bzw. *Vobucella*; AMANS 1885 genaue Anatomie und Mechanik der Flugorgane von *Vobucella*; REDTENBACHER 1886, COMSTOCK 1898, 99 Flügelgeäder vieler Arten (9).

Gleichwie bei den Hautflüglern ist auch bei den Dipteren eine weitgehende Verschmelzung der Thorakalsegmente mit erheblicher Reduktion des Metathorax und der Hinterflügel (Halteren) eingetreten, jedoch ohne daß das erste Hinterleibssegment auch topographisch in den Thorax eingetreten ist (BRAUER); das Analfeld ist ähnlich dem der Hymenopteren — mit Ausnahme der phytophagen — sehr reduziert (Fehlen der XI. Ader). Die Anheftung der Flügel nimmt einen kleinen Gelenkbezirk ein, und die Bewegung desselben erfolgt hauptsächlich durch die allgemeine Elastizität des Thorax. Daher ist bei mächtiger Entwicklung des dorsalen, längslaufenden Flügelsenkers (*II dlm*) eine erhebliche Beschränkung des metathorakalen Innenraumes durch das kräftige, weit nach hinten reichende Deuterothorax, subpostdorsum bei AMANS, — welches von LUKS fälschlich als

Metaphragma gedeutet ist — eingetreten, und die physiologische Einheit der Flügelbewegung durch ein einziges Flügelpaar erreicht. Auch in der aufs höchste gesteigerten Flugfähigkeit (Schweben, Zahl der Flügelschläge, Wendungen, Ausdauer) und Verlagerung des Schwerpunktes nach vorn ergibt sich eine Analogie zu den Hautflüglern und eine große Entfernung von dem den Orthopteren nahestehenden Grundtypus. KOLBE S. 387. Die Anallappen am Flügel sind wohl als Ersatz für den fehlenden Hinterflügel aufzufassen (S. 716).

a. Das Skelett.

Im einzelnen zeigt ein Vergleich der Gelenke mit denen der Geradflügler, besonders von *Gryllus domesticus*, daß ähnlich wie bei diesem die Episternalgelenkplatte *ep*, d. i. der obere Teil des Episternum, durch einen Spalt, fente antépleurale (wie bei Rhynchoten), gegen die Pleuralleiste *lp* (Entopleuron) beweglich wird, und

daß das aus sechs Stücken zusammengesetzte Episternalgelenk und das Gelenk des Tergalhebels (*th* bei *Gryllus*) an dem Tergalspalt *ts*, der fente dorsale, mit der mittleren Tergalplatte (Sigmoide) *a*₂ hoch entwickelt ist.

AMANS betont (S. 183 der Annales) ausführlich, wie sehr der skeletale Teil des Flugapparates der Fliegen auch in Einzelheiten der bei Hemipteren gegebenen einfacheren Grundlage gleicht, von der aus im übrigen nur noch Komplikationen zwecks Erreichung höchster Flugleistungen eingetreten sind.

Die Veränderungen kommen für

b. die Muskulatur

wie folgt, zum Ausdruck:

I. Im Mesothorax.

1) Der aus der Möglichkeit, die Flügel nach hinten über den Rücken zusammenzulegen und durch die indirekte Flugbewegung erklärte, von AMANS S. 184 als rotateur du sigmoïde beschriebene Depressor, dorsale Längsmuskel, *IIdm*₁ bei *Gryllus* ist sehr mächtig (BRAUER, LUKS); vgl. sechste Stufe f, bei *Gryllus* S. 663.

Wie bei Coleopteren usw. ist ein weiterer Längsmuskel dem *IIdm*₃₊₄ (71, 72) bei *Gryllus* (*M. lateralis mesonoti*, *Locusta*, LUKS), dem muscle latéro-dorsal, AMANS, zu vergleichen; gleichfalls Stufe 6.

2) Die indirekt wirkenden Dorsoventralmuskeln als Flügelheber, Elevatoren und Expansoren, sind einfache, aber relativ sehr

kräftige, den *dem* bei *Gryllus* gleichzusetzende Muskeln, vgl. Stufe b und c, 1, S. 652, 653.

Der eine derselben entspricht dem *Idem*₇ (78). Der andre, hintere, ist insofern neu, als er nicht genau dem *dem*₂ (75) entspricht, sondern sich so zu letzterem verhält, wie der *dem*₇ zu *dem*₁ (74), d. h. daß er, einem hinter der Hüfte befindlichen, unbeweglichen poststernalen Bezirk angeheftet, nicht der Bewegung des Beines dient.

3) Der scheinbar pleurale, dem *IIpm*₁₄ (91) vergleichbare dorso-ventrale Flankenmuskel, der Expansor, hat einen Begleiter bekommen, welcher gleichfalls der Beinbewegung entzogen ist. Mit dieser, der Wichtigkeit der Stufe c, 2 (S. 659) entsprechenden Vermehrung stimmt es überein, daß (AMANS) ein Depressor *pm*₆ (Stufe d) fehlt, worin der Ausdruck einer gesteigerten Bedeutung der sechsten Stufe f, der indirekten Flugbewegung, erkennbar ist.

4) Die im übrigen reichliche Entwicklung der spezielleren und regulatorischen, sekundär bedeutungsvollen fünf tergalpleuralen Muskeln stimmt mit *Gryllus* überein:

Ein doppelter *muscle du tampon* = *pm*₁₂₊₁₃. Der am dorso-terminalen Gelenkstück angeheftete *pm*₉. Der »ligament«-artige (»Ligament« wohl in anderm, als dem auf S. 346 des I. Teiles definierten Sinne), entopleuro-dorsale Muskel, wohl = *pm*₁₁. Der antépleurodorsal-Muskel — wenn er nicht = *pm*₁₀ ist — als eine Neubildung.

Die Differenzierungszahl ähnelt übrigens der bei Coleopteren angetroffenen und bedeutet einen Fortschritt gegenüber den, abgesehen von *Gryllus*, übrigen bisher bekannten Geradflüglern, Libellen und Hautflüglern; vgl. fünfte Stufe c, S. 663.

Bein- und Flugmuskulatur schließen nunmehr bei Dipteren einander völlig aus (vgl. S. 684, 687, 2 im III. Teil).

II. Im Metathorax

kommt die Bedeutung dieser, nach LUKS noch vermehrten, tergalpleuralen Muskulatur zum Ausdruck, indem mit Fortfall der Flugfunktion die gesamte mechanisch-primäre Flugmuskulatur — die dorsalen Längsmuskeln und die Dorsoventralmuskeln — fehlt und die Spezialmuskulatur erhalten bleibt.

So ist auch in der Muskulatur der Dipteren die Vollendung des Flugapparates ausgedrückt in einer von den übrigen Gruppen

abweichenden Differenzierungsweise, deren Grundlagen bei *Gryllus domesticus* alle vorhanden sind.

Die nahe Verwandtschaft der Zweiflügler mit den Schnabelkerfen hat AMANS begründet.

H. Die Schnabelkerfe, Rhynchota.

Untersuchungen liegen vor über Homopteren von CHABRIER 1822, Tom. VIII (Cicaden), und AMANS 1885, Anatomie und Mechanik der Flugorgane von *Cicada plebeja*. Über Hemipteren von LUKS 1883, Muskulatur von *Syrnastes*; außerdem KLEUKER 1883, Über das Endoskelett; MOLEYRE 1882, Flugorgane, Allgemeines; REUTENBACHER 1886 und COMSTOCK 1898, 99, Flügelgeäder vieler Rhynchoten.

I. Im Mesothorax.

a. Das Skelett.

Die Flügelgelenkteile sind Stück für Stück mit denen bei *Gryllus domesticus* vergleichbar und mit Ausnahme der vorderen Tergalplatte a_1 vertreten. Auch ist die hintere Tergalplatte a_3 , = dorsoterminal, und der Tergalhebel th als coude dorsal (nebst fente dorsal, Tergalspalt ts) in einem *Gryllus* entsprechenden mechanischen Verhalten ausgebildet.

Abweichungen betreffen das zur tubérosité antérieure vergrößerte Costalgelenk cg und die Ausbildung der angeschwollenen (vgl. *Locusta*) arcade postérieure (S. 322), sowie das wohl neue Auftreten eines extra-terminal Gelenkstückes (S. 116 AMANS) und das Mittalgelenkstück b_1 (quadrilatère).

Letzteres ist in zwei Teile zerlegt, welche beide gleichartige Beziehung zur mittleren Tergalplatte a_2 (sigmoide) zeigen: während ersterer, das quadril. antérieure, normalerweise auf den Pleuralgelenkkopf pk und das Costalfeld des Flügels f_1 wirksam bleibt, wird das im inneren Bau leider nicht näher beschriebene, mit zwei Fortsätzen ausgestattete quadrilatère postérieure für das Anal-feld f_2 von mechanischer Bedeutung.

Das den Epimeralgelenkplatten p_1 oder p_2 bei *Gryllus* entsprechende pleuroterminale Gelenkstück ist wie dort als freier Gelenkteil vorhanden, ein Verhalten, welches sich außerdem nur noch wieder bei Schmetterlingen findet.

b. Die Muskulatur.

1) Der dorsale, längslaufende, indirekt wirkende Flügel-senker ist von erheblicher Größe und wie bisher aus der lokomo-

torischen Bedeutung der Vorderflügel und der Fähigkeit, die Flügel über den Rücken zusammenzulegen, zu verstehen (vgl. *II dlm Gryllus*).

Wie bisher im Mesothorax und bei Käfern im Metathorax scheint (in Fig. 13 *Isu* LUKS) der dritte und vierte dorsale Längsmuskel, *II dlm₃₊₄* (71, 72), vorhanden und hier sehr kräftig entwickelt. (AMANS, vgl. folgenden Absatz 2.)

2) Die indirekt wirkende Dorsoventralmuskulatur ist mit der bei *Gryllus* als *dvm₇* (78) angegebenen zu vergleichen, wie es scheint einheitlich und nur im episternalen Bezirk vorhanden.

Der zweite, von AMANS genannte, hintere »sternali dorsal«, *faisceaux postérieurs*, verrät sich doch wohl durch seine untere Anheftung am subpostdorsum = Deutophragma, welches hier sehr weit herabreicht, als latéro-dorsal, somit als der soeben genannte *dlm₃₊₄*, der andernfalls von AMANS, im Gegensatz zu LUKS und den übrigen, von AMANS beschriebenen Insekten, nicht genannt sein würde. Eine neue Untersuchung ist daher erforderlich (vgl. AMANS S. 125) (14).

3) Daß neben dem vorderen, dem *II pm₁₄* (91) vergleichbaren präaxillaren Flankenmuskel noch der dem *pm_{1, 2, 3}* entsprechende, zugleich der Bein- und Flügelbewegung dienende episternale Flankenmuskel erhalten ist, weist auf den in den Geradflüglern gegebenen niederen Zustand, wie er bei Zweiflüglern ja nicht besteht.

Der von LUKS als direkt wirkender Flügelmuskel, von AMANS als Postaxillarmuskel beschriebene Beuger (als langsehniger Muskel dem *dvm₆* [77] von *Gryllus* ähnelnd) dürfte wohl dem Flankenmuskel *II pm₆* (84) entsprechen. (Einen ähnlichen Muskel gab es ja bei Coleopteren, in der mechanischen Bedeutung jedoch ein »Extensor«). Die wohl wichtige Bedeutung dieses Muskels erhellt aus dem losgelösten pleuroterminalen Gelenkstück (siehe vorher).

4) Von den nur drei tergalpleuralen Muskeln entspricht die Zweiteiligkeit des Analgelenkmuskels, *muscule du tampon*, dem bei Zweiflüglern, stacheltragenden Hautflüglern und *Gryllus domesticus* von dem *II pm₁₂₊₁₃* (89, 90) bekannten Verhalten; wie bei *Gryllus* geht der *pm₁₃* an eine im Analgelenk befindliche Membran, Hautfalte.

Der Muskel des Dorsoterminalgelenkstückes = *a₃* entspricht wohl dem *pm₉* (86).

Die Ausbildung tergalpleuraler Muskulatur steht also hinter der bei den meisten übrigen Ordnungen zurück.

Zu einer völligen Trennung einer je ausschließlich die Beine

und die Flügel bewegenden Muskulatur ist es also bei Rhynchoten nicht gekommen.

II. Im Metathorax

sind die Skeletteile mit denen des Mesothorax genau vergleichbar; geringe Abweichungen sind begründet in der Abhängigkeit des Hinterflügels vom Vorderflügel.

Infolge der mit der Passivität des Hinterflügels verbundenen Bedeutungslosigkeit des vorderen episternalen (präaxillaren) Bezirks sind in der Muskulatur sehr große und höchst interessante Abweichungen gegeben.

1) Der bei *Cicada* (AMANS und CHABRIER) fehlende dorsale Längsmuskel dlm_1 ist bei *Syromastes* (LUKS) schwach erhalten. Der dlm_{3+4} fehlt wohl ganz.

2) Die Dorsoventralmuskulatur ist in fünf Muskeln reichlich ausgebildet, was, vom Mesothorax sehr auffällig abweichend, ganz an niedere Zustände erinnert. Mit der Bedeutung dieser Muskeln für die Beinbewegung ist wohl zugleich eine den Vorderflügel unterstützende Funktion, im Sinne der Stufe b (S. 652) mit Beziehung auf den Hinterflügel, verbunden.

Ein dem *II dvm*₇ (78) entsprechender ausschließlicher Flügelmuskel ist jedoch vorhanden.

3) Der Ausfall der gesamten präaxillaren, episternalen Flankenmuskulatur, der Expansorenstufe c, 2 (S. 659), beweist die Abhängigkeit des Hinterflügels vom Vorderflügel bei der Bewegung nach vorn.

Es entspricht einem, in je einem Orthopterenflügel mit dem »dièdre« verknüpften mechanischen Vorgang, daß hier bei Rhynchoten ein Senker des Hinterflügels — analog dem Senker des Analfeldes pm_6 an je einem Flügel — dem *II pm*₆ des Analfeldes im Vorderflügel noch zu Hilfe kommt und bei Rhynchoten nun beide pm_6 zusammen ein, aus dem Hinterflügel + dem Analfeld des Vorderflügels zusammengesetztes, größeres Analfeld der aus beiden Flügeln zusammengesetzten physiologischen Einheit bewegen, welches zum Costalfeld der Vorderflügel in mechanischen Gegensatz tritt.

4) Die nur zwei tergalpleuralen Muskeln entsprechen dem pm_{12} und pm_{13} .

III. Zusammenfassung und Mechanik.

Bei engem Anschluß des Hinterflügels an den Vorderflügel wird die physiologische Einheit der beiden Flügelpaare also angestrebt

derart, daß in flugphysiologischem Sinne (nach AMANS) der Zustand nur eines aus beiden Flügeln gebildeten dièdre (vgl. S. 691) bereits besteht. Jedoch sind die Hinterflügel (XI. Ader REDTENBACHER) noch ziemlich gut entwickelt, trotzdem, daß der Mesothorax räumlich erheblich vorherrscht. Bedeutendere Rückbildungen sind im allgemeinen gegenüber dem Vorderflügel noch nicht eingetreten, indem in beiden Segmenten zwar je eine zahlreiche, im Mesothorax aber in spezieller Richtung vereinfachte Flugmuskulatur erhalten ist, während im Metathorax ein eigentümlicher Fortfall von Flugmuskulgruppen einzutreten scheint.

Der hauptsächlich fördernde Flügelschlag beruht demnach in der Wirksamkeit der Vorderflügel, ein Verhalten, welches dem bei den meisten höheren Insekten gleicht und von den Geradflüglern hergeleitet werden kann.

Auch in der noch erheblicheren Verstärkung der Vorderflügel ist Analoges zu letzteren vorhanden, jedoch insofern eine Besonderheit enthalten, als die teilweise Chitinisierung die immerhin größere Flugfertigkeit nicht ausschließt (Gegensatz der zum Fluge nicht unmittelbar verwendbaren harten Deckflügel der Käfer).

Mit der doppelten (*IIpm₆* und *IIIpm₆*) Erhaltung des direkten Flügelsenkers (Stufe d) ist, wie bei Geradflüglern, zugleich eine eigentümliche Kombination mit dem dorsalen indirekten Flügelsenker *II dlm_{1,2}* zu gemeinsamer, an Kraft einander wohl gleicher Funktion für die Flugbewegung verknüpft, wodurch eine große Annäherung an die für *Gryllus* beschriebene Mechanik, allerdings nunmehr in der abgeänderten Form des Zusammenschlusses beider Flügel zu einer Flügelfläche in funktionellem Sinne, gegeben ist.

Der Flug ist ziemlich plump (vgl. Coleopteren) und entbehrt entsprechend den geringen tergalpleuralen Muskeln der feineren, z. B. bei Zweiflüglern mit Vollendung des Fluges erreichten, Teilmechanismen.

Die Stellung der Schnabelkerfe ist insofern eine besondere, als, zugleich mit der Abhängigkeit zwar des Hinterflügels vom Vorderflügel, in dem noch größeren Flugmechanismus noch nicht jene Vereinfachung der einzelnen Faktoren zustande gekommen ist, wie bei den bisher besprochenen Insekten mit abhängigem Hinterflügel.

Die Rhynchoten nehmen daher hinsichtlich der Flugorgane eine sich an niedere Zustände gut anschließende und eine von *Gryllus dom.* ableitbare eigentümliche Sonderstellung ein. Zugleich mit der eigentümlichen Mundbildung kennzeichnet diese eine isolierte Entwicklungsrichtung, welche bei den Homopteren fortgeschrittener ist

und nach AMANS zu den Dipteren führt. (Der Vergleich mit Hautflüglern findet sich bei AMANS, S. 106 mit S. 127 der Annales.)

Erneute Untersuchungen dürften besonders an Hemipteren noch wünschenswert sein.

I. Die Schmetterlinge.

Literatur über Rhopalocera: Die Muskulatur (POLETAJEW 1881). Über Heterocera: *Sphinx atropos* CHABRIER 1822, ohne Einzelheiten; HAMMOND (Fig. 9 u. 10) 1881, *Liparis*; *Bombyx neustria*-Muskulatur, LUKS 1883; KLEUKER 1883, Endoskelett; *Sphinx* und *Saturnia*-Skelett, -Muskulatur und Mechanik des Fluges, AMANS 1885; ADOLPH 1880, REDTENBACHER 1886, COMSTOCK 1898, 99 Flügeladern; (SPEYER 1870 Biologisches); es fehlt Näheres über Geometriden.

Heterocera.

Hier kommen, abgesehen von den spärlichen Angaben CHABRIERS, hauptsächlich die Untersuchungen AMANS' in Betracht.

I. Im Mesothorax.

a. Im Skelett

herrscht u. a. in dem Befunde zweier sigmoider Gelenkstücke, deren Homologie mit denen der Libellen nicht sicher ist, welche aber den Tergalplatten a_1 und a_2 bei *Gryllus* entsprechen dürften, Übereinstimmung mit *Gryllus domesticus*. Abweichungen von ihm bestehen: im Auftreten des (vgl. Rhynchoten) extra-terminal (AMANS, S. 131) und des (vgl. Coleopteren) rétro-médian, für welche keine Homologie vorhanden ist und welche wohl dem Mittelgelenkbezirk b_1 , b_2 und c_1 zugehören; in dem zur tuberosité antérieure aufgetriebenen Costalgelenk cg und der wohl dem pièce quadrilatère entsprechenden tuberosité postérieure, d. h. dem etwas veränderten Mittelgelenkstück (b_1 bei *Gryllus*) mit seinem, submédiane bezeichneten pleuralen Anteil (sie entspricht der tuberosité postérieure der Libellen, aber dem quadrilatère antérieure der Rhynchoten); — schließlich in dem neuen Auftreten einer das Gelenk schützenden Schuppe, écaille.

Diese, durch den Reichtum an noch nicht rückgebildeten, einzelnen Gelenkstücken ausgezeichnete, nach AMANS an Cicaden erinnernde, Flügelwurzel zeichnet sich durch die festere, nach AMANS besonders an die nervure postérieure geknüpfte Verbindung der basalen Gelenkstücke aus.

Infolgedessen läßt der an den dorsalen Längsmuskel, die in Stufe c (S. 676) beschriebenen Flügelheber und das Mittelgelenk-

stück b_1 geknüpft Mechanismus schon bei den Heterocera eine mehr eingeschränkte Amplitude, Spannungsweite, d. h. Vorgänge im Sinne der Vorführung der Costal-Radialader (vgl. Stufe e, 1 und e, 2 S. 653, 659), zu, als sie bisher bei besser fliegenden Insekten angetroffen wurde (vgl. AMANS, S. 129).

Das Mittelgelenkstück ist hier von AMANS richtig mit »pièce médiane« bezeichnet und in seiner Wirksamkeit auf das dièdre basilaire, d. i. das Costal- und Analfeld, genauer erläutert.

Es entspricht diese Einschränkung eines bisher für die vollkommene Flugbewegung herrschend angetroffenen Mechanismus einem Vorgang, der die Bedeutung der in Stufe d beschriebenen Muskeln hervortreten läßt und zu einem mehr senkrecht von oben nach unten gerichteten Flügelschlag führt. Zugleich würde damit eine Einschränkung in der Verschiebungsmöglichkeit der Adern gegeneinander und damit wiederum auch eine verminderte Drehungsmöglichkeit des Flügels um seine Längsachse erfolgt, sowie ein geringeres Einfangen von Luft mittels des Flügels gestattet sein.

Die vorherrschende Bedeutung hingegen des unter Stufe d erläuterten, senkrecht abwärts gerichteten Flügelschlages geht aus der Einrichtung des entsprechenden Mechanismus hervor:

aus der nach AMANS einen dritten Typus darstellenden, veränderten und wohl der bei *Gryllus* ähnelnden episternalen Gelenkplatte ep , dem osselet subantérieur oder osselet de pronation, worüber neue Untersuchungen jedoch wünschenswert sind,

aus dem Auftreten des bisher nur bei *Gryllus* angetroffenen, etwa in der hinteren epimeralen Gelenkplatte p_2 , dargestellten »pleuroterminalen« Gelenkstückes,

aus dem Auftreten der cupule subterminale, die durch den Ansatz des Postaxillarmuskels pm_6 als ein Homologon der vorderen Epimeralplatte, IIp_1 bei *Gryllus*, erscheint.

Wie bei Orthopteren bestehen also bei den Heteroceren noch beide Flugmechanismen gleichwertig nebeneinander; es wird sich herausstellen, wie bei Rhopaloceren letztgenannte Richtung vorherrschend wird.

b. Die Muskulatur.

Dem entsprechen die Befunde bei den Flugmuskeln, deren AMANS zwölf nennt, deren genaue Homologisierung mit denen bei *Gryllus* zum Teil jedoch nicht möglich ist.

1) Der dorsale Längsmuskel, vgl. Stufe f (S. 663) bei *Gryllus*,

ist als ein großer, indirekt wirkender Flugmuskel ($II d m_1$), d. h. Depressor, ausgebildet und entspricht der den meisten Heteroceren, besonders ja auch gerade den Sphingiden und den Bombycidenmännchen zukommenden Kraft und Ausdauer bei dem noch ziemlich gewandten und auf größere Entfernungen berechneten Fluge, sowie der dachförmigen Flügelhaltung in der Ruhelage (vgl. AUBERT 1853, S. 393 f.).

Daß ein dem $II d m_{3+4}$ (71, 72) bei *Gryllus* entsprechender dorsaler Längsmuskel wie bei den vorbetrachteten Ordnungen — abgesehen wohl von den Libellen — ausgebildet ist, macht Fig. 21 *lsm* bei LUKS wahrscheinlich. AMANS führt als solchen wohl den *muscle latéro-dorsal*, eigentlich postpleurodorsal.

2) Die als indirekt wirkende Flügelheber bezeichneten Dorso-ventralmuskeln (*dvm* bei *Gryllus*), von POLETAJEW als »mittlere Dorsoventralmuskeln« bezeichnet, sind jederseits doppelt und sehr mächtig entwickelt; vgl. Stufe b und c, 1 bei *Gryllus* S. 676. AMANS nennt gleichfalls zwei Bündel von sternali-dorsal-Muskeln, deren vorderes wohl dem $d m_7$ (78), deren inneres, wohl zwar ohne Einfluß auf die Beinbewegung, den übrigen *dvm* entspricht.

3) Von den, von POLETAJEW richtig »seitliche Dorsoventralmuskeln« benannten, oben an Flügelgelenkteilen befestigten, also direkt wirkenden Flugmuskeln sind die »Extensoren« den episternalen Flankenmuskeln $II p m_{1,2,3}$ gleichzusetzen, denen auch der eine der von AMANS genannten *muscles préaxillaires* entspricht, während der andre dem $II p m_{14}$ (91) gleichbedeutend ist. Der den Flügel senkende, von AMANS als Postaxillarmuskel bezeichnete, sehr mächtige Muskel ist ein epimeraler Flügelsenker, der direkte Depressor $p m_6$ bei *Gryllus*; vgl. Stufe c, 2 und d (S. 676 f. und S. 659, 662) und vgl. LUKS Fig. 23 *fas*. Von einer auf die Beine bezüglichen Funktion dieser Axillarmuskeln ist bei AMANS keine Rede.

Ob der von AMANS genannte rätselhafte *muscle postpleuro-axillaire* dem $p m_7$ entspricht, müßte noch einmal untersucht werden.

4) Ein Rotator (LUKS) ist als tergalpleuraler Muskel aufzufassen. AMANS nennt — vorbehaltlich der Deutung des *muscle postpleuro-axillaire* — außer diesem noch vier, wohl hierher gehörige Muskeln: den *antépleurodorsal* und den *antédorso-axillaire*, in welchen man wohl den $p m_{11}$ (88) bzw. den $p m_{10}$ (87) wiedererkennen darf, sowie den doppelten Analgelenkmuskel $p m_{12,13}$ (89 f.), den *muscle du tampon*.

Die, entsprechend den Chitinteilen, wenig vereinfachte Muskulatur ist daher den bei Orthopteren angetroffenen Verhältnissen vielfach vergleichbar.

II. Im Metathorax

ist der dorsale Längsmuskel mindestens schlecht ausgebildet, nach CHABRIER und AMANS fehlt er ganz. Das Fehlen der dorso-ventralen, indirekt wirkenden Flügelheber, der *dvm*, welches jedoch mit größerer Wahrscheinlichkeit von AMANS nicht festgestellt wurde, würde gleichfalls darauf hinweisen, daß die Hinterflügel zugleich mit ihrer aktiven Beteiligung beim Fluge doch bezüglich ihrer Entfaltung bereits vom Vorderflügel abhängig sind (Haftborste). Im übrigen herrscht Übereinstimmung mit dem Mesothorax.

Somit zeigt sich, daß im Hinterflügel Rückbildungen eingetreten sind und eine physiologische Einheit der beiden Flügel zwar angestrebt ist, daß aber — nach AMANS Angaben — eine Rückbildung und Abhängigkeit im Hinterflügel noch nicht in dem Maße erfolgt ist, wie bei Rhynchoten, wo noch der ganze episternale Bezirk zur Rückbildung gelangt. Während mit der vorherrschenden Bedeutung des Vorderflügels daher eine von den Coleopteren wie auch Odonaten abweichende Entwicklungsrichtung gegeben ist, welche zunächst auf phytophage Hymenopteren weisen dürfte, finden die Heteroceren bezüglich des noch zum Teil recht entwickelten, faltbaren Analfeldes direkten Anschluß an den durch *Orthoptera* u. a. repräsentierten niederen Typus, wobei bei niederem Zustande der Differenzierung die bei andern Insekten einseitig vorherrschenden Elemente noch alle zugleich und gleichwertig gegeben sind. Dies zeigen auch die unvermittelt auf Orthopteren im einzelnen zurückgeführten zahlreichen Muskeln und Gelenkteile, welche den Heteroceren eine den Rhynchoten analoge, allgemeinere, abgeleitete Stellung einräumen (vgl. diese, das dièdre basilaire usw.).

Auch die noch nicht erfolgte Verwachsung des Meso- und Metathorax zur »Flügelbrust« — auch der Prothorax ist noch nicht völlig bewegungslos — sichern den direkten Anschluß an jenen niederen, vielfach vermittelnden Formenkreis, welchem Pseudoneuropteren: Perliden, und Neuropteren: Trichopteren, angehören.

Es ist aber mit der vervollkommenen Flugbarkeit eine bessere Konzentration der Körpermasse nach vorn erfolgt (viele Ausnahmen bilden weibliche Schmetterlinge). Darin, daß vielleicht noch die Flügelmuskeln, z. B. die scheinbar pleuralen dorsoventralen Flankenmuskeln, zugleich Beinmuskeln sind, schließen sich vielleicht die Heteroceren, besser als Dipteren und Rhopaloceren, den niederen Formen an; doch sind hierfür neue Untersuchungen erforderlich.

Anderseits aber ist bei Heteroceren durch die Ausbildung besonders der Vorderflügel zu in sich nicht beweglichen, ziemlich starren Flügelplatten zugleich mit oben erwähnten (S. 724, 2. Abs. ff.) Vorgängen in der Mechanik jene, den Lepidopteren eigentümliche, besondere Entwicklungsrichtung eingeschlagen, deren Vollendung wir nunmehr bei den Rhopaloceren zu betrachten haben.

Rhopalocera.

Untersuchungen über das Skelett fehlen.

Bezüglich der Muskulatur herrschen nach POLETAJEV, 1880 (die Originalarbeit ist mir leider nicht zugänglich) im Meso- und Metathorax ziemlich übereinstimmende Verhältnisse. Gleich den Heteroceren stehen in der Flügelmuskulatur die Tagschmetterlinge dem allgemeinen, wenig spezialisierten Insektentypus nahe.

Ob und wie weit der an den dorsalen Längsmuskel dlm_1 und das Mittelgelenkstück b_1 geknüpfte Mechanismus im Fluge wirksam ist, ist daher noch nicht mit Gewißheit zu entscheiden; jedenfalls scheinen:

1) die dorsalen Längsmuskeln als Flügelsenker, Depressoren, nicht die mächtige Entwicklung wie bei Heteroceren zu erreichen (vgl. AUBERT 1853, S. 393 f.); wenigstens hebt POLETAJEV

3) die Bedeutung der an den Flügelgelenkteilen angehefteten, direkt wirkenden, dem pm_6 bei *Gryllus* wohl homologen Senker, Depressoren hervor. Daß diese Muskeln, ähnlich wie bei den Libellen, an Bedeutung gewinnen, ist aus der senkrechten Haltung der in der Ruhelage nach oben zusammengelegten und ungefalteten Flügel, sowie aus dem mehr senkrechten Flügelschlag nach unten zu schließen. Die ventrale Anheftung ist gleichwie bei den Libellen eine feste, wie ja bereits bei *Gryllus* eine Wirkung des pm_6 am unteren Ende ausgeschlossen erschien (10). Über einen $pm_{1,2,3}$ und pm_{14} (91) speziell ist bei POLETAJEV nichts zu erfahren.

2) Die als Flügelheber indirekt wirkenden Dorsoventralmuskeln sind vorhanden; sie sind auch hier zugleich Beinmuskeln.

4) Tergalpleurale Flankenmuskeln sind wahrscheinlich vorhanden.

Die Tagschmetterlinge bedürfen für vorliegendes Thema einer erneuten, genaueren Untersuchung, wobei die manche Besonderheit bietenden Flügelbewegungen in Betracht zu ziehen wären.

Der eine der beiden, in der Organisation der Heteroceren im engeren Anschluß an einen niederen Insektentypus nebeneinander

bestehenden Faktoren der Flügelbewegung gelangt demnach bei den Tagfalterlingen zu schärferem Ausdruck: Der an die direkten Flügelsenker geknüpfte Mechanismus, womit zugleich die Ausbildung der Flügel zu starren Platten gegeben ist, verbunden mit dem Mangel der Verschiebungsmöglichkeit der Adern gegeneinander (Einschränkung der betreffenden, auf einzelne Adern bezüglichen, regulatorisch-sekundären (vgl. Stufe e, S. 677, 663), bes. der tergalpleuralen, Muskulatur im Gegensatz zu den Libellen) und der Drehungsmöglichkeit des Flügels um seine Längsachse: Mangel des nach hinten gerichteten, horizontalen Flügelschlages. In Ermangelung also einer energisch aktiven Flugfähigkeit darf der durch die übermäßig großen Flügel — die geringe Masse des fortbewegten Körpers steht in keinem Verhältnis zu der Größe der Flügel (CHABRIER) — bedingte, mehr schwebende (vgl. Ephemeriden) und schwankende Flug der Tagfalter als ein wenig vollkommener bezeichnet werden.

Zusammengefaßt erscheint die Ordnung der Lepidopteren in diesem Zusammenhange nicht so einheitlich wie z. B. die der Hymenopteren. Kommen die Schmetterlinge einmal in der Ausbildung der Muskulatur den Orthopteren nahe, sind sie daher »ein Muster für die andern Insekten« (POLETAJEW), so zeigen sie, bereits schärfer als jene, zwei entgegengesetzte Tendenzen in der Flügelhaltung und Flugbewegung: Anklänge an die zu Libellen führende Richtung, jedoch unter Verlust der Selbständigkeit des Hinterflügels, und eine gewisse Bedeutung der an den dorsalen Längsmuskel *dm* geknüpften Bewegung.

Eine Untersuchung der Hesperiden und Geometriden müßte zeigen, inwiefern die diesen eingeräumte Sonderstellung eine hierin vermittelnde ist.

Da anatomische Angaben für die Geometriden fehlen, sei die eigentümliche Mittelstellung, welche sie in flugphysiologischer Hinsicht zwischen den Libellen, Rhopaloceren und den Heteroceren einnehmen, im Zusammenhange des folgenden Abschnittes an biologischen Tatsachen erläutert (S. 629, 2).

3. Allgemeine Übersicht über die Flugmechanik der Insekten.

Auf Grund der im Flügel der Orthopteren erkannten Stufen der Mechanik ließ sich die Sonderung einer an den dorsalen Längsmuskel geknüpften, indirekt verursachten, nach hinten und unten gerichteten, aktiven Flugbewegung von einer die Flügel senkrecht nach unten ziehenden, durch direkt wirksame, »dorsoventrale«

Flankenmuskulatur verursachten, bei Geradflüglern im epinieralen Teil auf das Analfeld bezüglichen Flugbewegung durchführen: Erstere gehörte einer zu den meisten Insektenordnungen, z. B. Coleopteren, Hymenopteren, Dipteren, führenden Entwicklungsrichtung an, und es ist nochmals zu betonen, daß die höchsten Flugleistungen an die Funktion indirekt wirkender Muskeln hierbei geknüpft sind (vgl. Tabelle der Zahl der Flügelschwingungen bei MAREY und v. LENDENFELD S. 352). Letztere erreicht in den Libellen den höchsten Grad der Vollkommenheit. Abgesehen von den Orthopteren, Rhynchoten und den verschiedenen Gruppen der Neuropteren und Pseudoneuropteren, in denen diese beiden Richtungen noch wenig bestimmt zur Sonderung gelangen und zu je speziellen, aber nur geringen prinzipiellen Abweichungen und Besonderheiten führen, so daß man in ihnen vielfach vermittelnde Formen zu sehen hat, waren es zwei Ordnungen, welche, einerseits je einer der letztgenannten Gruppen schon ferner stehend, anderseits in der Flugmechanik den Orthopteren ziemlich nahe kommen:

die Rhynchoten, als eine scharf gekennzeichnete Ordnung, in welcher der von den Orthopteren bekannte Mechanismus in gleichen groben Zügen in Erscheinung tritt, aber nunmehr in der von zwei Flügeln zusammen gebildeten Einheit;

die Lepidopteren, bei welchen größere Verschiedenheiten in der Flügelbewegung auftreten.

Ferner gilt von den beiden oben (S. 696) genannten, von den Geradflüglern hergeleiteten Entwicklungsrichtungen folgendes:

1) Die zu den Libellen führende, die der vom dorsalen Längsmuskel weniger abhängigen Flügelbewegung, bietet den Vorteil, daß die senkrecht zusammengeklappten Flügel ungefalt und stets flugbereit sind; anderseits dürfte annehmbar sein, daß sie zum Schutze des Tieres gegen Witterung, gegen Feinde (Mimikry), bei dem Aufsuchen von Schlupfwinkeln u. dgl., weniger geeignet sind, als die dachförmig über den Rücken zusammenlegbaren und gefalteten Flügel.

2) Der Gebrauch der letzteren bietet zunächst insofern Schwierigkeiten, als der Flügel erst entfaltet werden muß, ehe der Abflug erfolgen kann. Es stellte sich heraus, daß bei Orthopteren und Coleopteren der Flug einer gewissen Vorbereitung bedarf, was auch bei Hemipteren der Fall sein dürfte. Erst dann, wenn die diesen Weg einschlagende Entwicklungsrichtung einen gewissen Grad der Vollkommenheit erreicht hat, und das Gelenk, sowie die Muskulatur vereinfacht ist, erscheint bei Hymenopteren und Dipteren im allge-

meinen auch ein schnelles Abfliegen ermöglicht zu sein, ein Zustand, wie ihn der ungefaltete Flügel an sich ohne weiteres bietet.

Es kann hier nicht im einzelnen ausgeführt werden, wie bei Spannern die ungefalteten und gefalteten Flügel und die mehr oder minder dachförmige Flügelhaltung mit Übergängen zu den Noctuiden vermittelt werden. Es ist jedenfalls, nimmt man eine gleiche Anatomie im Thorax als Voraussetzung für alle Lepidopteren an, entsprechend der bei andern Lepidopteren noch vielseitigen Muskulatur, auch die an sie geknüpfte Mechanik noch nicht scharf zur Sonderung gelangt; die Betrachtung des Fluginstinktes verschafft hiervon Kenntnis:

Leichter, als die mit steil dachförmigen Flügeln sitzenden Spanner, scheinen die mit flach ausgebreiteten Flügeln sitzenden Tiere, aufgeschencht, abzufliegen.

Sind die Spanner (z. B. *Cheimatobia*) mit anbrechender Dämmerung flugbereit, so halten sie auch sitzend die Flügel stets gleich den Tagsschmetterlingen und sind sehr flüchtig. Sind die Flügel dachförmig zurückgelegt, so lassen sie sich im allgemeinen leicht anspießen; sie scheinen nicht fähig, alsdann insofern sofort aufzufliegen, als die Aktion der *dm* vielleicht vorhergehen muß. Hierfür finden sich Übergänge. Einen Hinweis auf die Haltung der Flügel in der Ruhelage gibt die Färbung der Hinterflügel, auf welchen das Gebiet scharfer, den Vorderflügeln gleichender Zeichnung und Färbung die in der Ruhelage nicht verdeckte Fläche kennzeichnet.

Es ist jedoch ausdrücklich zu betonen, daß die Spanner uns diese Dinge sehr wechselnd vorführen, z. B. die Ortholitha-Arten bei dachförmiger Flügelhaltung sehr flugbereit sind. Es wird dies ohne weiteres aus obigen Angaben selbstverständlich sein, und die bei den einzelnen Arten individuell noch genauer hervortretende Mittelstellung allgemein für Spanner deutlich werden. Anatomische Untersuchungen, insbesondere auch über die Stärkeverhältnisse der Muskeln, würden diese, erst noch näher zu beweisenden Dinge in Rücksicht zu ziehen haben (15).

Schließlich sei auf den von CHABRIER entwickelten Vergleich zwischen dem Fluge der Insekten und dem der Vögel verwiesen (CHABRIER S. 469); danach kommt den Libellen die größte Analogie mit den Vögeln zu (S. 471).

Es ist vorteilhaft, bei späteren Untersuchungen die Orthopteren und die ihnen nächstverwandten Gruppen zu bevorzugen, da sich schon innerhalb dieser Ordnungen eine verschiedenartige Entwicklung

der Gelenkbildung, der Muskulatur und Flugmechanik zeigt und die Anknüpfungspunkte für die speziellen Entwicklungszustände bei höheren, flugfertigen Insekten, — nicht nur die allgemeine Organisation, sondern auch den Flügel betreffend — angenommen werden dürfen.

Auch die Beachtung der Instinkte, wie sie die Biologie kennen lehrt, dürfte für die Vergleichung insbesondere der Flugmechanik unentbehrlich sein, wie es vorstehende Angaben annehmbar machen.

Es wird sich dann auf der in den Orthopteren gegebenen allgemeinen Grundlage eine spezielle Homologie für alle Insekten endgültig durchführen lassen.

Vorstehende Ausführungen sollen nur einen Entwurf für eine, nicht nur einer neuen Durcharbeitung obengenannter Literaturangaben, sondern noch vieler, erneuter Forschungen in oben genanntem Sinne bedürfende Vergleichung darstellen. Da es mir nicht möglich war, auf die Einzelheiten der literarischen Angaben an dieser Stelle einzugehen, sind oben versuchte Homologien zum Teil mit Vorbehalt aufzunehmen.

Ist es daher verfrüht, hier eine eingehende phylogenetische Spekulation anzuknüpfen, etwa in dem Sinn, wie es PAUL MAYER getan, so mögen dennoch die Ergebnisse vorliegender, vergleichender Untersuchung nach den flugmechanischen Tatsachen zusammengestellt werden und hierin, soweit es die bisherige, anatomische Forschung zukußt, einen morphologisch-mechanischen und biologischen Zusammenhang der Insekten untereinander andeuten; es sei hierdurch die von v. LENDENFELD (1881, S. 305) in Form eines Stammbaumes gegebene Übersicht erweitert und hervorgehoben, daß es nicht ratsam ist, die Neuropteren, Orthopteren usw. zusammenfassend zu behandeln; sie sind in ihre Teilgruppen aufzulösen. Die Entwicklung eines phylogenetisch ausreichenden Stammbaumes liegt mir dabei fern; derartige Untersuchungen bedürfen vorerst noch eines weiteren Ausbaues der noch ziemlich unbeachtet gebliebenen vergleichenden Anatomie der Insekten.

4. Übersicht des Insektenfluges und Darstellung in Form eines Stammbaumes (11).

A. Hypothetische Vorstufe.

Zwei gleichartig gebildete Flügelpaare am Mesothorax und Metathorax (vgl. COMSTOCK 1898, 99, hypothetical type).

Die Flügelmuskulatur ist eine dorsoventrale, eine tergalpleurale und eine längslaufende dorsale.

Flügel wahrscheinlich nicht oder nur wenig faltbar: sie werden senkrecht nach oben zusammengeklappt.

Die Flügelpaare sind voneinander unabhängig und bilden daher keine physiologische Einheit.

Die Thoraxsegmente sind noch nicht miteinander verschmolzen, was bei allen andern Insekten mehr oder minder der Fall ist. Der Schwerpunkt ist nicht nach vorn verlagert.

Die Flügel sind fallschirmartige, wenn auch schon bewegte Apparate, ohne aktive Flugbedeutung.

Sprungbeine sind wahrscheinlich vorhanden.

Von hier aus zwei Richtungen: B und C (15).

B. Typus des ungefalteten, vertikal bewegten Flügels; Rückgang der Funktion des dorsalen Längsmuskels.

Flügelpaare ziemlich gleichartig gebildet, mit wenig entwickeltem Analfeld.

Die Flügelmuskulatur ist hauptsächlich eine dorsoventrale und tergalpleurale; Rückbildung des dorsalen Längsmuskels.

Die Flügel sind nicht faltbar, werden vertikal durch sog. »direkte« Flankenmuskeln abwärts bewegt und in der Ruhelage aneinandergelegt (Stufe 4 vgl. *Gryllus*).

Sprungbeine fehlen.

I. Libellen.

Die Flügelpaare bilden keine physiologische Einheit.

Die Thoraxsegmente sind miteinander verschmolzen. Der Schwerpunkt ist noch nicht so erheblich nach vorn verlagert.

Die Flugfertigkeit ist zum Teil hervorragend (4).

II. Ephemeriden (wahrscheinlich).

Durch Rückbildung der Hinterflügel, die anscheinend selbständig bleiben, wird eine physiologische Einheit der Flügelbewegung angestrebt.

Die Thoraxsegmente sind nicht fest miteinander verschmolzen; der Schwerpunkt wird durch die Analanhänge, Schwebearparate, reguliert.

Senkrecht Auf- und Niederschweben; fallschirmartige Funktion der Flügel.

Hinweise auf diesen Typus enthalten:

- 1) Die Neuropteren (*Myrmeleo*, *Chrysopa* usw.).

- 2) Die Rhopaloceren und zum Teil die Geometriden.
- 3) Die Orthopterenlarven mit nach oben emporgerichteten Flügelanlagen.

C. Typus des mehr oder weniger gefalteten, mehr horizontal nach rückwärts bewegten Flügels. Vorherrschen der dorsalen Längsmuskeln als Hauptflugmuskeln.

Alle Muskelkategorien am Flügel beteiligt, Flügel in der Ruhelage mehr oder minder dachförmig.

- I. Die noch ungefalteten Flügel sind gleichartig gebildet, im Analfeld reduziert; Unabhängigkeit der Flügelpaare voneinander (vgl. Typus B).

Flugbewegung zum Teil gewandt, Panorpiden, Planipennia.

Beziehungen zu den Rhopaloceren und Geometriden.

- II. Die meist nur im Metathorax faltbaren Flügel sind ungleichartig ausgebildet:

- IIa. Die Flügel bilden noch keine vollkommene physiologische Einheit, was sich in der mehr oder minder gleichartigen Muskulatur zeigt; noch ziemlich selbständige Beteiligung beider am Flug. Vorderflügel meist starr, Hinterflügel mehr oder weniger fächerartig faltbar:

- 1) Tendenz der vorherrschenden Vorderflügel beim Flügel; Tergalpleurale Muskulatur gering; Analfächer etwas rückgebildet; Flugfähigkeit ausgebildet, jedoch nicht vollkommen: **Rhynchota!**

NB. Reduktionstendenz der Hinterflügel bei Homopteren und Phytophthiren.

Sprungbeine und Flugunfähigkeit kommen vor.

- 2) Tendenz der vorherrschenden Hinterflügel; Funktion derselben fallschirmartig bis zur aktiven, aber wenig vervollkommenen, wenig gewandten Flugbewegung.

Analfächer gut ausgebildet.

Schwerpunkt nicht nach vorn verlagert; eine Verwachsung der Thoraxsegmente noch nicht durchgeführt.

- 1*) Blattiden: Die Vorder- und Hinterflügel sind einander sehr ähnlich ausgebildet; Vorderflügel ziemlich breit. Flug bisweilen gut und schnell.

NB. Spezielle Ausbildungen: Flügelquerfaltung weist zu Forficuliden und Coleopteren hin. Außerdem vgl. 3bb d. h. A.

2*) Perliden: Vorderflügel schmaler. Die selbständig aktive Flugfähigkeit ist unbedeutend.

NB. Vgl. Blattiden, Phryganiden.

3*) Die Vorder- und Hinterflügel sind einander sehr unähnlich: Vorderflügel schmal, Hinterflügel mit sehr entwickelten Analfächer. Flattern bis aktiver Flug: Flugfähigkeit unbedeutend und meist durch Sprungbeine unterstützt; meist mehr oder minder fallschirmartig. Mechanische Zweiteilung des Hinterflügels. Hinweis der Larvenflügel auf Typus B. Mäßige Entwicklung tergalpleuraler Muskulatur.

aa. Mantiden, Phasmiden. Reduktion der Flugfähigkeit.

NB. Hinweis auf die Blattiden.

bb. Locustiden und Grylliden: Fallschirmartige Bedeutung des Flugapparates; unselbständiges, mit Unterstützung der Sprungbeine beginnendes Flattern. Größte Annäherung an den hypothetischen Insektentypus (A), neben den Blattiden.

NB. Übernahme der musikalischen Funktion durch die Deckflügel. Vielfache Reduktionserscheinungen.

cc. Acridier: Flugfähigkeit etwas ausgebildeter, jedoch wenig vollkommen; Unterstützung durch die Sprungbeine. Verwachsung des Thorax zur »Flügelbrust«.

4*) Phryganiden (Trichoptera): Vorderflügel im allgemeinen schmal; wenn breite Vorderflügel, so vgl. mit Sialiden (Planipenniern); wenig vollkommener, oft hüpfender Flug, Flattern.

NB. Hinweis auf Perliden und Neuropteren sowohl, wie auch auf heterocere Lepidopteren.

IIb. Die Flügel bilden durch Rückbildung der Deckflügel eine von dem Hinterflügel übernommene physiologische Einheit; accessorische Flugbedeutung des unselbständigen Deckflügels.

Noch unvollkommene Konzentration der Segmente zur Flügelbrust. Flugfertigkeit ausgebildet, jedoch noch wenig gewandt.

1) Forficuliden (Dermaptera): Hervorragende Ausbildung des Analfächers, doppelte Querfaltung desselben. Flügellosigkeit, stets als Reduktionserscheinung, ist hier sehr häufig (VERHOEFF 1902/03).

NB. Anschluß an die Orthopteren; vgl. auch Blattiden.

2) Coleopteren: Rückbildung des Analfächers. Hinterflügel ohne oder mit einfacher Querfaltung. Gute Ausbildung der tergalpleuralen Muskeln.

NB. Vorkommen von Sprungbeinen; vielfache Reduktion zur Flugunfähigkeit.

3) Strepsipteren: Fächerartige Ausbildung des Hinterflügels; rudimentärer Deckflügel.

H.c. Die Flügel bilden beide zusammen durch Reduktion der Hinterflügel und Abhängigkeit derselben vom Vorderflügel eine physiologische Einheit.

Vollkommene, einheitliche Konzentration der Thoraxsegmente zur festen »Flügelbrust«; Verlagerung des Schwerpunktes nach vorn. Die Flugfähigkeit erreicht einen hohen Grad der Vervollkommenung in jeder Hinsicht. Rückbildung des Prothorax.

1) Lepidopteren: Heterocera. Noch unvollkommener Ausdruck dieses Typus c: Die Hinterflügel noch mehr oder minder selbständig funktionierend; verschiedene Größe derselben; reichliche Flugmuskulatur; geringe Ausbildung tergalpleuraler Muskeln.

NB. Hinweise auf die Trichopteren und phytophagen Hymenopteren.

Die Geometriden und die Rhopaloceren enthalten Anklänge an die in Stufe B, II (S. 732) besprochene Richtung.

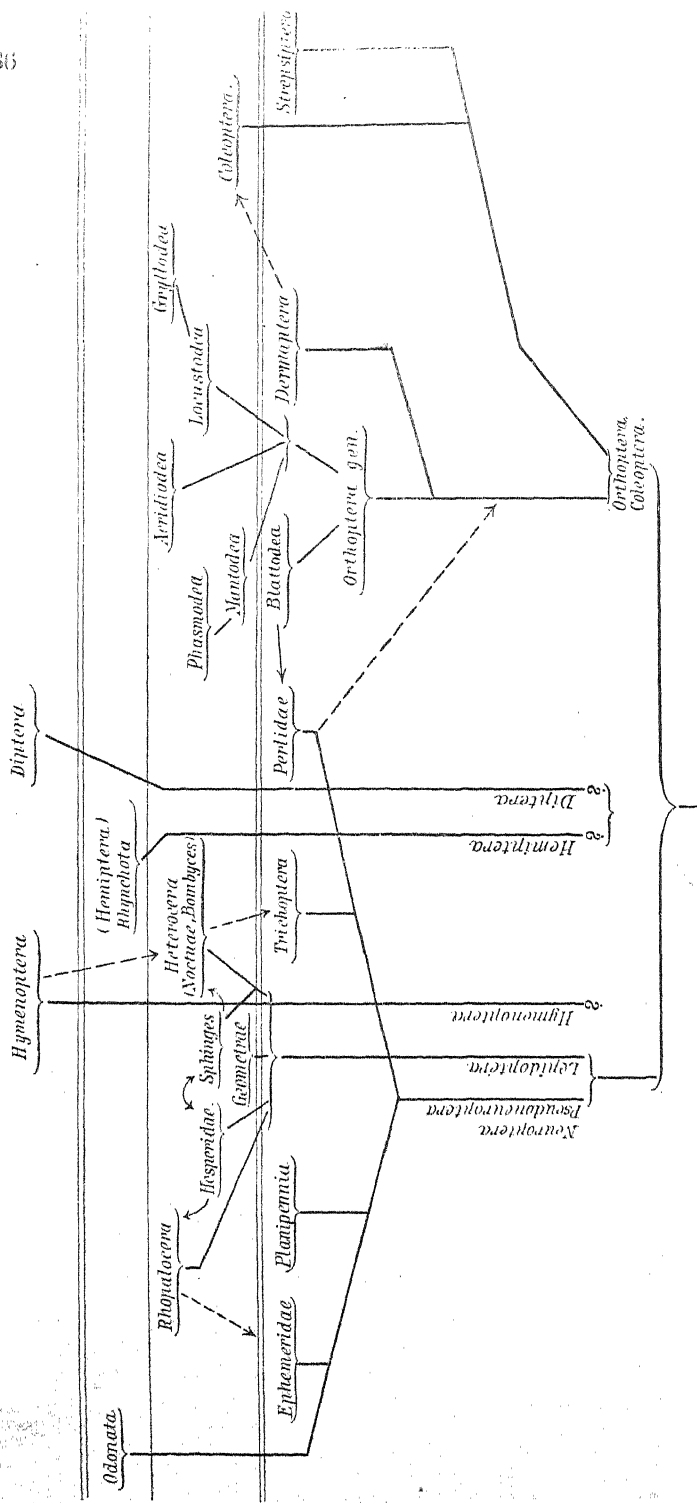
2) Hymenopteren. Hochdifferenzierte Organisationsstufe. Die Muskulatur der unselbständigen Hinterflügel rückgebildet. Vereinfachte Flugmuskulatur, mit Ausnahme der differenzierten tergalpleuralen. Das erste Abdominalsegment tritt in den Verband der thorakalen Segmente. 190—240 Flügelschwingungen in der Sekunde.

3) Dipteren. Hochdifferenzierte Organisationsstufe. Die fehlenden Hinterflügel sind durch Anallappen der vorderen ersetzt. Reichliche Entwicklung tergalpleuraler Muskeln. Vereinfachte Flugmuskulatur. Höchste (330) Zahl der Flügelschwingungen (MAREX). Schweben!

NB. Flügelhaltung der Psychoden!

Es zeigt sich demnach, hinsichtlich der größeren Formkreise, d. i. Ordnungen, daß die Hymenopteren und Dipteren ziemlich isoliert dastehende Entwicklungsrichtungen darstellen, während die Rhynchoten, abgesehen von der charakteristisch einheitlichen Bildung der Mundwerkzeuge dem hypothetischen Typus, wenn auch übergangslos, näher stehen und die Coleopteren einen guten Anschluß an die Orthopteren (Blattiden und Forficuliden) finden. Die übrigen Gruppen zeigen einen in der Flügelbildung weniger festen und einheitlichen Charakter: Der systematischen Einteilung entsprechend sind es die weniger präcis umgrenzten Ordnungen der Lepidopteren und Orthopteren, welche, mehr oder minder primäre Verhältnisse vorführend, in viele, hinsichtlich der Flügel besondere

Schema der stammbaumartigen Darstellung der Ergebnisse der Flügelmorphologie.



Die senkrechte Anordnung a, b, c soll eine gewisse Organisationshöhe zum Ausdruck bringen; die horizontale Reihenförmigkeit drückt die innerhalb der letzteren stattfindenden verwandtschaftlichen Beziehungen aus, während diese Beziehungen, soweit sie einer gleichartigen Organisationshöhe nicht entsprechen, durch Pfeile angedeutet sind.

Eigentümlichkeiten bietende Familien zerfallen, also damit auf verschiedene Richtungen Hinweise enthalten.

Es bleibt eine größere Zahl einzelner Ordnungen, welche in der Systematik mit Widerstreben als Neuropteren und Pseudoneuropteren zusammengefaßt wurden, welche jedoch je eigne Entwicklungsrichtungen repräsentieren. Insgesamt stehen sie auch in ihrer allgemeinen Organisation dem primären Insektentypus nahe; sie haben meist den gemeinsamen Charakter der — als sekundär angenommenen — Anpassung an das Wasserleben, und es ist interessant, daß nach PALMÉN (1877) auch in höheren Ordnungen diese immer einmal wiederkehrt. Bezüglich der Flügel haben sich die Libellen und Ephemeriden weiter entfernt; bei den Neuropteren sind, zugleich mit dem Mangel einer larvalen Anpassung an das Wasserleben, Weiterbildungen eigentümlicher und sehr wechselnder Art in biologischer Hinsicht erfolgt, die Flügel jedoch auf einfacherer Grundlage verblieben. — In allen letzteren, kleineren Ordnungen sind mannigfache Hinweise auf die höheren, größeren und einheitlicher charakterisierten Ordnungen enthalten, deren phylogenetischer Wert erst bei genauerer Kenntnis der Organisation und der Instinkte (Biologie) zu beurteilen ist.

Hiermit mögen die Untersuchungen über die Anatomie des Thorax, insbesondere über den Flügel und dessen Bewegung vorläufig abgeschlossen sein. Flugphysiologische Untersuchungen allgemeineren Inhalts liegen zahlreich vor; sie kommen für vorliegende Arbeit erst in zweiter Linie in Betracht; es sei also auf CHABRIER (1820, 22), v. LENDENFELD (1881 u. 1903), GRABER (1877), PETTIGREW (1871, 75), MAREY (1869, 72) nochmals verwiesen.

Die im Anschluß an das Thema nächstliegenden Aufgaben wurden bereits angedeutet.

Sie sind:

1) Eine Durcharbeitung der bisherigen Literatur, die hier nur nach allgemeineren Gesichtspunkten stattfand. Es würde sich alsdann eine Grundlage für eine vergleichende Anatomie der Insekten ergeben, zu deren Ausbau zahlreiche neue Arbeiten erforderlich sind. Der Wert, welchen die älteren anatomischen Arbeiten mit ihren genauen Angaben und Figuren haben, lassen den Wunsch berechtigt erscheinen, es möchte für die einzelnen Insektenordnungen je eine jenen ähnliche Anatomie an einem geeigneten

Vertreter gemacht werden. Arbeiten in dieser Richtung, sowie einen Beitrag auf Grund meiner Präparate von Forficuliden, möchte ich mir in späterer Zeit zur Aufgabe machen.

2) Die Entwicklungsgeschichte von *Gryllus domesticus*, welche noch einen Teil der gewonnenen morphologischen Anschauungen bestätigen müßte. Die Bearbeitung des durch zweijährige Zuchten erhaltenen Materials habe ich bereits in Angriff genommen.

Die sich aus den Zuchtversuchen ergebenden Resultate über Metamorphose, Biologie und geringe Regenerationsercheinungen, sollen in nächster Zeit bekannt gemacht werden.

Es ist noch nicht lange her, daß man der Insektenorganisation einen Wert der Skelettbildungen und der Muskulatur in morphologischem Sinne, wie er für die Wirbeltiere gültig ist, absprach und daß die Arbeit REDTENBACHERS über die Homologien im Flügelgäader mit einer gewissen Überraschung aufgenommen wurde. Nun scheint sich auch für die Muskulatur, die Gelenkbildung (AMANS 1885) und die Mechanik — z. B. der nun vermittelte (vgl. auch AMANS) Vergleich der Coleopteren mit Libellen — aller Insekten allgemein eine gute Grundlage der Vergleichung zu ergeben und von dort ein Divergieren der Organisationszustände nach verschiedenen Richtungen, ein Prinzip, wie es dem Erklärungsversuche der Naturwissenschaft ein Bedürfnis geworden ist.

Zusammenstellung einiger Gesichtspunkte und Ergebnisse.

1) Die Homologien im Skelett des Meso- und Metathorax erstrecken sich auch auf den Flügel und seine Gelenke.

2) Die Homologien der Muskeln sind im Meso- und Metathorax völlig und diejenigen dieser beiden Segmente mit dem Prothorax auf einer etwas allgemeineren Grundlage möglich.

3) Die Vergleichung des Skeletts und der Muskulatur (drei Kategorien) des Thorakalsegmentes mit dem Abdominalsegment ist auf allgemeinerer Grundlage möglich.

4) Die Pleuren im Thorax sind keine Abgliederungen etwa vom Tergit oder Sternit, sondern nehmen morphologisch die Stelle der im Abdomen weichen Flankenhaut ein.

5) Die ohne Rücksicht auf morphologische, d. h. ohne Rücksicht auf embryologische und vergleichend-anatomische Grundlagen aufgestellte Vorsegmenttheorie in der Fassung, daß ein ausgebildetes Insektensegment primär aus zwei morphologisch gleichwertigen Teilstücken

zusammengesetzt ist, dürfte auf Grund der Befunde bei *Gryllus* nicht haltbar sein: Es sind bei *Gryllus domesticus* keine Spuren von derartigen Vor- oder Doppelsegmenten nachweisbar.

6) a. Der »Mikrothorax« ist der epimerale Abschnitt des zweiten Maxillensegmentes.

b. Im Occipitalring sind dorsale Anteile des Prothorax enthalten.

7) Es ist wahrscheinlich, daß das thorakale Stigma am Hinterrande des zugehörigen Segmentes liegt; es fehlt im Metathorax und im »Mikrothorax« (Tentorium?) und ist im Prothorax sehr entwickelt (*Gryllus*).

8) Die Flügel sind einander morphologisch gleichwertig; sie sind nicht als eine Anlage von der Art der Tracheenkiemen aufzufassen, sondern sie sind rein tergale Ausstülpungen.

9) Für den Seitenlappen des Halsschildes ist keine Homologie mit den Flügeln durchführbar; dahin gehende Überlegungen sind möglich, aber von rein spekulativem Wert. Eine etwa vorhandene Homologie müßte ontogenetisch, wie phylogenetisch als frühzeitig verwischt angesehen werden.

10) Die Beine bestätigen sich morphologisch als Differenzierungen aus ausschließlich sternalem Bereich.

11) Die starre Chitindecke ist in als Ligamentbildung zu bezeichnende, bewegliche Strecken histologisch verändert.

12) *Gryllus domesticus* hat eine — wenn auch etwas rückgebildete — primäre Organisation in morphologischer und mechanischer Beziehung; er eignet sich dazu, die meisten Insektenordnungen durch Rückbeziehung auf seine Organisation vielfach zueinander zu vermitteln.

13) Die Homologien der mit Bewegungsvorgängen verbundenen Teilstücke des chitinösen Integumentes sind nach dem Verhalten der dazu gehörenden Muskeln zu beurteilen (vgl. II. Teil S. 513, ferner BRAUER S. 240, KLEUKER S. 43 ff., GRABER S. 87).

14) Die Mechanik des Flügels konnte an *Gryllus domesticus* in mehrere deutliche Einzelstufen zerlegt werden, welche mehr oder minder hervortretend bei den übrigen Insektenordnungen verschieden ausgebildet wiederkehren.

15) Eine bereits für das Chitinskelett bestehende, morphologisch begründete, moderne Nomenklatur wurde auch für die Muskulatur notwendig: bereits von LUKS (1883) angestrebt, führt sie dazu, die physiologisch-mechanische Bezeichnungsart aufzugeben und diese erst an zweiter Stelle hinzuzufügen.

16) Die zuerst von LANDOIS (1872) beschriebene, zwischen dem

zweiten und dritten Hinterleibssegmente in der Flankenhaut befindliche und als rudimentärer Tonapparat gedeutete Chitinplatte möchte ich in Ermangelung genauer Angaben anatomischen und physiologischen Inhalts vorerst für eine einfache chitinöse Verstärkung der schutzbedürftigen Flankenhaut auffassen.

Ich hoffe, daß die obengenannte topographische Nomenklatur und auch die Figurenbezeichnung geeignet sein möchten, allgemein für spätere Arbeiten durchführbar zu werden.

Göttingen, im Juli 1904.

Anmerkungen zum dritten Teil: Die Mechanik des Flügels von *Gryllus domesticus*.

1) Anm. zu S. 668 u. 693.

Die Beobachtung eines ♂ von *Meconema carinum* zeigte mir einen ausgebildeten Fluginstinkt, sowie den Gebrauch der Flügel in abwärts führender, also fallschirmartiger Bewegung des Tieres.

2) Anm. zu S. 669 u. 677.

CHABRIER macht ein ähnliches Experiment, um zu zeigen, daß die im Thorax eingeschlossene Luft eine Vorbedingung für den Flug ist, indem bei dem Zusammenschnüren des Thorax, also bei Verkleinerung des Innenraumes desselben, auch die in den Flügel entweichende tracheale Luft die vorwärts gerichtete Bewegung des Körpers unterstützt. Zur Entscheidung, ob und wie weit dieser von CHABRIER beschriebene Vorgang der von mir in erster Linie genannten mechanischen Bedeutung der Elevatores-Muskulatur beim Fluge zu Hilfe kommen muß, reicht das bisherige Beobachtungsmaterial wohl nicht aus (vgl. CHABRIER 1820, S. 446 u. S. 448, 449).

Die Vorstellung, die aus dem Thorax verdrängte Luft könne in die auffallend großen und gewundenen Tracheenstämme des Deckflügels des *Gryllus*-Männchens (vgl. S. 334 im I. Teil) entweichen und beim Zirpen dessen Vibrationsfähigkeit und Elastizität der Gelenke günstig sein, scheint mir zunächst nichts Unwahrscheinliches zu enthalten.

3) Anm. zu S. 669 u. 684.

Besonders sei auf die in tabellarischer Übersicht (CHABRIER 1820, S. 468) zusammengestellten Hauptbedingungen für den Flug verwiesen.

Anmerkungen zum vierten Teil: Der Vergleich von *Gryllus domesticus* mit den übrigen Insektenordnungen.

4) Anm. zu S. 703 u. 732.

Es ist hier der Ort, auf die eigentümliche Vermutung VERNHOEFFS (1903, I. Abschn. E) hinzuweisen, daß die Odonaten nicht den eigentlichen Pterygoten zugerechnet werden dürfen. Gerade auf dem von uns behandelten Gebiete ergeben sich so zahlreiche Übereinstimmungen der Odonaten mit den übrigen

Pterygoten, daß mir VERHOEFFS Anschauung, zumal bei dem Mangel an Beweisgründen, höchst gewagt erscheint.

- 5) Anm. zu S. 707.

Es sei auch hier bemerkt, daß die Vergleichung der für Coleopteren vorliegenden zahlreichen Arbeiten vielleicht geeignet ist, die auf S. 484 im II. Teil angedeutete Frage nach der Natur der von TOWER beschriebenen Muskeln zu entscheiden.

- 6) Anm. zu S. 711.

LIEBE (1873, S. 9) macht die Angabe, daß bei den Deckflügeln von *Lucanus*, *Coccinella*, *Locusta* eine dem Öffnen der zusammengelegten Flügeldecken, also der Elevation günstige Elastizität vorkommt. Bei *Gryllus* habe ich von einer derartigen Elastizität nichts bemerkt.

- 7) Anm. zu S. 712 u. 713.

CUVIER gibt 1828, Taf. VIII, Fig. 9 eine Ansicht von den Flügelgelenken der *Xylocopa*.

- 8) Anm. zu S. 714.

Ein Vergleich der Muskulatur der Ameisen-Arbeiter nach LUBBOCK (1881) mit der von *Gryllus domesticus* bietet vererst noch erhebliche Schwierigkeiten [vgl. Anmerkung 14 (S. 519) im II. Teil]. Einer solchen Vergleichung müßte eine eingehende morphologisch-kritische Untersuchung der Skeletteile der Ameise verangehen, die vielleicht zu andern morphologischen Deutungen der vorderen Teile des Prothorax und der Halshaut führen würde (auf Taf. XII macht z. B. Fig. 3 den Eindruck, daß die »propectus« ein Skeletteil der Halshaut sein könne).

Die allgemeinen Angaben über die Flugmuskulatur der Geschlechtstiere der Ameisen bieten keine Abweichungen.

- 9) Anm. zu S. 716.

LOWNE (1890—92) gibt im I. Bd. S. 189 eine Zusammenstellung der Synonymik für die Teile des Thorakalskeletts, auf S. 209 eine Tabelle der Homologien in den Gelenkteilen der Flügel. Für letztere dürfte die Nomenklatur LOWNES keine Verbesserung bedeuten, zumal AMANS die Übereinstimmung in der Morphologie der Gelenkteile und die der Mechanik derselben für die einzelnen Ordnungen festgestellt und durch eine einheitliche Benennung veranschaulicht hat (diesem allgemeinen Ziele nachgehend, allerdings hin und wieder im einzelnen nicht völlig ausreichende Angaben machend! — vgl. LOWNES Bemerkung S. 198 unter Ziffer 95 des Bücherverzeichnisses).

- 10) Anm. zu S. 727 u. 701.

Vielleicht wird es sich herausstellen, daß dieser direkte Flügelsenker *pm₆* überall dort bei fester ventraler Anheftung an der thorakalen Seitenwand keine Teilnahme an der Beinbewegung mehr erkennen läßt, wo die Funktion des dorsalen Längsmuskels, des indirekten Depressor, zurücktritt.

- 11) Anm. zu S. 731 u. 736.

Es sei hier auf die stammesgeschichtlichen Ausführungen SIMROTHS (1901, Kap. 19, bes. S. 299 ff.) hingewiesen.

- 12) Anm. zu S. 666 u. 667.

Zu S. 666: Dieser (unter a) beschriebene indirekte Muskelzug ist von GRABER 1886 in Fig. 159 (S. 206) durch die Linien *ik* und *mn* angegeben. — Zu S. 667: Die von mir unter b, 1 S. 666 beschriebene Bewegung ist in der gleichen Figur mit *he* (jedoch als direkte) dargestellt.

13) Anm. zu S. 691.

Die Verwertung der aus der Anatomie von *Gryllus* (vgl. auch AMANS S. 214) abgeleiteten Teilmechanismen in ihren verschiedenen Kombinationen zur Darstellung eines einheitlichen Flugbildes konnte hier nur andeutungsweise geschehen. Gleichfalls ist es eine Aufgabe für sich, nachzuprüfen, in welcher Weise die genannten Bewegungsfaktoren in den von MAREY beschriebenen Flugbildern zum Ausdruck kommen.

14) Anm. zu S. 720.

Vielleicht entsprechen die (von AMANS 1885, S. 125 beschriebenen) zahlreichen und kurzen Muskelbündel, welche das nach unten verlängerte Subpostdorsum mit dem Sternum verbinden, dem andernfalls fehlenden hinteren Dorsocentralmuskel (vgl. *dm₂* bei *Gryllus*).

15) Anm. zu S. 670, 696, 730, 732.

Die Wirkungen der indirekten *dlm_{1,2}*- und der direkten *pm_{6,7}*-Flügel-senker dürften einander wohl niemals völlig ausschließen; zu S. 730 vgl. AUBERT 1853, S. 393, d.

Alphabetisches Verzeichnis der in den nachfolgenden Literaturangaben genannten Autoren.

- | | |
|--|---|
| ADOLPH 111) 1880, 112) 1881, 127) 1883, 163) 1889. | DAHL 138) 1884. |
| AMANS 133) 1883, 134—136) 1884, 143) 1885. | DENNY 154) 1886. |
| AUBERT 39) 1853. | DEWITT 101) 1878, 115) 1881, 128) 1883, 177) 1890. |
| AUDOUIN 17) 1822, 21) 1824, 227) 1825. | DOUBLEDAY 228) 1833—34. |
| V. BAER 22) 1826. | DUFOUR 35) 1841. |
| BERLESE 121) 1882. | ESCHSCHOLTZ 9) 1820. |
| BONSDORFF 173) 1890. | FABRE 195) 1896. |
| BÖRNER 216) 1903. | FABRICIUS 4) 1775, 5) 78. |
| BRAUER 64) 1869—1870, 122) 1882, 144) 1885, 147) 1886, 159, 160) 1888. | FLEISCHMANN 204) 1901. |
| BREED 215) 1903. | GANIN 60) 1869, 89) 1876. |
| BRULLÉ 34) 1840, 36) 1844. | DE GEER 3) 1752—78. |
| BRUNNER V. WATTENWYL 46) 1861, 90) 1876, 126) 1882. | GEGENBAUR 102) 1878. |
| N. Suites à BUFFON 30) 1834, 33) 1839. | GERSTÄCKER 80) 1874. |
| BÜRGER 198) 1898. | GRABER 69) 1871, 76) 1872, 81) 1874, 95) 1877, 139) 1884, 149) 1886, 164) 1889. |
| BURMEISTER 29) 1832. | GRASSI 158) 1887, 165) 1889. |
| BÜTSCHLI 65) 1870. | GRUBE 31) 1838. |
| CARLET 137) 1884. | GUAITA 206) 1901. |
| CARRIÈRE 175) 1890, 198) 1898. | HAASE 150, 151) 1886, 166, 167) 1889, 182) 1891. |
| CHABRIER 8) 1820, 14) 1821, 15, 16) 1822. | HAGEN 66) 1870, 108) 1880, 116) 1881, 152) 1886, 168) 1889. |
| CHOŁODKOWSKY 148) 1886, 157) 1887, 176) 1890, 181) 1891. | HAMMOND 113) 1881. |
| COMSTOCK 192) 1895, 199) 1898, 1899, 209) 1902. | HARTINGS 100) 1877/78. |
| CUVIER 23) 1828. | HAYEK 117) 1881. |

- HEUSINGER 20) 1823.
 HEYMONS 193) 1895.
 HOFFBAUER 185) 1892.
 V. HOFMANN 106) 1879.
 HUXLEY 96) 1877, 103) 1878.
 ILLIGER 224, 1800, 225) 1806.
 JAWOROWSKY 197) 1897.
 JURINE 10) 1820.
 KATTER 105) 1878.
 KELLOG 192) 1895.
 KIRBY 6) 1818.
 KLEUKER 129) 1883.
 KOLBE 153) 1886, 188) 1893, 205) 1901.
 KÖLLIKER 161) 1888.
 KOROTNEFF 145) 1885.
 KORSCHOLT u. HEIDER 178) 1890—92.
 KOWALEWSKY 146) 1885.
 KRARUP-HANSEN 61) 1869.
 KRÜGER 200) 1898.
 KÜNKEL D'HERCULAIS 83) 1875—81.
 LACORDAIRE 30) 1834.
 LANDOIS 43) 1860, 56) 1867, 72) 1871,
 74) 1872.
 LANGER 44) 1860.
 LANKESTER 222) 1904.
 LATREILLE 7) 1819, 11, 12) 1820, 13) 1821,
 18, 19) 1822, 26) 1831.
 V. LENDENFELD 119) 1881, 217) 1903.
 LEUKART 38) 1848.
 LIEBE 77) 1873.
 LINDEMANN 50) 1864.
 LIST 186) 1892, 194) 1895, 196) 1897.
 LÖW 45) 1861.
 LOWNE 67) 1870, 179) 1890—92.
 LUBBOCK 88) 1876, 97) 1877, 118) 1881.
 LUKS 130) 1883.
 MACLEAY 21) 1828, 25) 1830, 28) 1832.
 MARBY 62, 63) 1869, 75) 1872.
 MAYER, PAUL 86) 1876.
 MEINERT 47) 1862—63, 110) 1880.
 MIALL 154) 1886.
 MOLEYRE 123) 1882.
 MÜHLHÄUSER 55) 1866.
 MUHR 87) 1876.
 FR. MÜLLER 78) 1873, 78) 1875, 98) 1877.
 NEEDHAM 199) 1898/99.
 NEWMAN 229) 1833—34.
 NEWPORT 32) 1839.
 PACKARD 53) 1866, 57) 1868, 78, 79) 1873.
 PAGENSTEGHER 120) 1881.
 PALMÉN 99) 1877.
 PANCRITIUS 140, 141) 1884.
 PEREZ 201) 1899.
 PETRUNKEWITSCH 206) 1901.
 PETTIGREW 70) 1871, 84) 1875.
 PLATEAU 71) 1871.
 POLETAJEW 107) 1879, 114) 1880—81.
 POUJADE 142) 1884.
 RAMÓN Y CAJAL 162) 1888, 174) 1890.
 RATHKE 27) 1832, 37) 1844.
 DE RÉAUMUR 2) 1737—38.
 REDTENBACHER 155) 1886, 159) 1888.
 REGEN 218) 1903.
 REINHERR 156) 1886.
 REINHARD 52) 1865.
 REULEAUX 202) 1900.
 RICHARDSON 169) 1889.
 ROGER 85) 1875.
 ROUX 131) 1883.
 DE SAUSSURE 42) 1858—64, 49) 1864,
 59) 1868, 82) 1874, 92) 1876—78,
 190) 1893, 191) 1894.
 SAVIGNY 226) 1816.
 SCHIAEFFER 170) 1889.
 SCHLAUM 48) 1863.
 SEMPER 41) 1857.
 SERVILE 33) 1839.
 SILVESTRI 210) 1902.
 SIMROTH 183) 1891.
 SPENCE 6) 1818.
 SPEYER 68) 1870.
 SPULER 187) 1892.
 STEEN 132) 1883.
 STRASSER 104) 1878, 109) 1880, 124) 1882.
 STRAUSS-DÜRKHEIM 24) 1828.
 SWAMMERDAM 1) 1752.
 TATIN 93) 1876, 94) 1877.
 TOWER 220) 1903, 221) 1903.
 TUMPEL 207) 1901.
 UNGERN-STERNBURG 171) 1889.

VAYSSIÈRE 123) 1882.

VERHOEFF 212, 213) 1902, 214, 219) 1903,
223) 1904.

VERSON 58) 1868, 180) 1890.

VOSSELER 184) 1891, 211) 1902.

WAHL 203) 1900, 208) 1901.

WANKEL 73) 1871.

WEISMANN 51) 1864, 54) 1866.

WHEELER 172) 1889, 189) 1893.

WOODWARD 91) 1876.

ZADDACH 40) 1854.

Literaturverzeichnis.

Ein * bedeutet, daß mir das Buch nicht zugänglich war.

1737. J. SWAMMERDAM, Bibel der Natur, Leyden (holländisch und lateinisch).
1. — Leipzig 1752. — Bybel der Nature. Utrecht.
- 1737—1738. M. DE RÉAUMUR, Mémoires pour servir à l'histoire des Insectes.
2. Amsterdam.
- 1752—1778. CH. DE GEER, Mémoires pour servir à l'histoire des Insectes. 3 Tom.
3. in 4 Bdn. Stockholm.
1775. 4. J. C. FABRICIUS, Systema Entomologiae. Flensburgi et Lipsiae.
1778. 5. — Philosophia entomologica. Hamburgi et Kilonii.
- 1800, 1806 ILLIGER, und 1816 SAVIGNY, siehe Nachtrag Nr. 224—226.
1818. W. KIRBY u. W. SPENCE, An Introduction to Entomologie or Elements
6. of the natural history of insects. 4 Bände. 1818 bzw. 1826. (*Deutsche Ausgabe, II. Bd., III. Bd.) London. (Third edition.)
1819. P. A. LATREILLE, De la formation des ailes des insectes in: Mém. sur
7. divers sujets de l'histoire naturelle des Insectes. Paris. Fasc. 8.
1820. J. CHABRIER, Essai sur le vol des Insectes. Mémoires du Muséum d'histoire
8. naturelle. Paris. Tom. VI, Cah. 3, 4, p. 410—476. Allgemeine Darstellung mit Fortsetzung im Bd. VII. 1821.
1820. FR. ESCHSCHOLTZ, Beschreibung des inneren Skeletts einiger Insekten aus
9. verschiedenen Ordnungen. PANDERS Beiträge zur Naturkunde aus den Ostseeprovinzen Rußlands. Dorpat und in OKENS Zeitschrift Isis. Jena u. Leipzig. 1822. Spalte 51, Taf. I.
1820. M. JURINE, Observations sur les ailes des Hyménoptères. Memorie della
10. reale accademia delle scienze di Torino (Recueil des Mém. de l'acad. des sciences de Turin). Tom. XXIV, p. 177—214.
1820. M. P. A. LATREILLE, Des rapports généraux de l'organisation extérieure
11. des animaux invertébrés articulés et comparaison des Annelides avec les Myriapodes. Mém. du Muséum d'histoire naturelle. Tom. VI, p. 116—144.
1820. — De quelques appendices particuliers du thorax de divers Insectes.
12. Mémoires du Muséum d'histoire naturelle. Tom. VI.
1821. — Tom. VII (handelt S. 1—21 von den Tegulae, Alulae, Pterygoden
13. usw.). Cah. 1, 2.
1821. J. CHABRIER, Essai sur le vol des Insectes. Mémoires du Muséum d'histoire
14. naturelle. Tom. VII, Cah. 1, 2, p. 297—372. Melolontha (Taf. 18—22 in Tom. 6), Libellen, Myrmeleo, Ascalaphen, Phryganiden.
1822. — Tom. VIII, Cah. 3, 4, p. 47—99, 349—403. Hymenoptera: Bombus,
15. Xylocopa, Pachytylus migratorius, Hemiptera, Lepidoptera, Diptera.

1822. J. CHABRIER, Auszug der drei Bände über den Flug der Insekten (vgl.
16. Journal de physique. Tom. XCI, p. 199) in MECKELS Archiv für Natur-
geschichte. Bd. VII, S. 588.
1822. CUVIERS Bericht über AUDOUINS anatomische Untersuchungen über den
17. Thorax der Gliedertiere und Insekten (vgl. Annales gén. des sciences
phys. Tom. VII, p. 182) in MECKELS Archiv für Naturgeschichte.
Bd. VII.
1822. M. P. A. LATREILLE, Observations nouvelles sur l'organisation extérieure
18. et générale des animaux articulés et à pieds articulés et application
de ces connoissances à la nomenclature des principales parties des
mêmes animaux. Mémoires du Muséum d'histoire naturelle. Paris.
Tom. VIII, p. 169—202.
1822. — De l'organe musical de Criquets et des Truxales et sa comparaison
19. avec celui des mâles des Cigales. Ebendort, p. 122—132. Cah. 3.
1823. C. F. HEUSINGER, Vorwort und Nachschrift zum Aufsatz von TH. THON
20. über das Skelett der Käfer. MECKELS Archiv für Anatomie und Physio-
logie. Abh. XX, S. 574. Bd. VIII. Halle.
1824. J. V. AUDOUIN, Recherches anatomiques sur le thorax des animaux
21. articulés et celui des insectes hexapodes en particulier. Annales des
sciences naturelles. Tom. I, p. 97—135 und p. 416—432. (Vgl. ferner
MACLEAY, Annales des sciences. 1828. p. 96. — 1825 siehe Nachtrag
Nr. 227.
1826. K. E. v. BAER, Über das äußere und innere Skelett usw. MECKELS
22. Archiv für Anatomie und Physiologie. S. 327—375. Taf. V.
1828. G. CUVIER, Le règne animal. Les insectes. Tom. VI, 1 et 2 (im zweiten
23. speziell Orthopteren). Edition accompagnée de planches gravées.
1828. H. STRAUSS-DÜRKHEIM, Considérations générales sur l'anatomie comparée
24. des animaux articulés. (Ouvrage couronné 1824 par l'institut royal
de France). Paris-Strassbourg-Bruxelles.
1830. W. S. MACLEAY, Explanation of the comparative Anatomy of the
25. Thorax in Winged Insects with a Review of the present state of the
Nomenclature of its parts. The zoological Journal. London. Bd. V,
1835. Nr. 18, p. 145—179, Taf. V u. VI. (Thorax von Polistes.)
1831. 26. M. P. A. LATREILLE, Cours d'entomologie. Paris.
1832. H. RATHKE, Zur Entwicklungsgeschichte von *Blatta germanica*. MECKELS
27. Archiv für Anatomie u. Physiologie. Bd. VI. S. 371—378. Taf. IV.
1832. W. S. MACLEAY, Exposition de l'anatomie comparée du Thorax dans les
28. insectes ailés, suivie d'une Revue de l'état actuel de la nomenclature
de cette partie (accomp. de notes par M. AUDOUIN). Annales des
sciences naturelles. Paris. Tom. XXV, p. 95—151. Taf. I u. II.
1832. H. BURMEISTER, Handbuch der Entomologie. Berlin, Reimer. 1. Band:
29. Allgemeine Entomologie. II. Band: Orthoptera usw. II. Band. Abt. 2,
S. 459 u. 725 über *Kaukerfe* (*Gryllotalpa* und *Acridium*).
1833. 34. DOUBLEDAY u. NEWMAN, siehe Nachtrag Nr. 228 u. 229.
1834. M. TH. LACORDAIRE, Introduction à l'entomologie, Bd. I. in: Nouvelles
30. suites à BUFFON: Histoire naturelle des Insectes. S. 319, Kap. 8 über
den Thorax, Flügel usw.
1838. 31. GRUBE, Anatomie und Physiologie der Kiemenwürmer. Königsberg.
1839. P. NEWPORT, Artikel *Insecta* in R. B. TONDS: The cyclopaedia of Ana-
32. tomy and Physiology. Bd. II, S. 853—994. London.

1839. M. A. SERVILE, Orthoptères in Nouvelles suites à BUFFON: Histoire naturelle des Insectes. Paris.
- *1840. A. BRULLÉ, Introduction à l'histoire naturelle des Insectes. Anatomie et Physiologie des Articulés. Paris.
1841. L. DUFOUR, Recherches anatomiques et physiologiques sur les Orthoptères etc. Mémoires des savans étrangers (académie royale des sciences de l'institut de France) math. et phys. Tom. VII, sér. 2, p. 266—647. Paris. (Enthält fast nichts über Skelett und Muskulatur.)
1844. M. BRULLÉ, Recherches sur les transformations des appendices dans les articulés. Annales des sciences naturelles. Zool. Sér. 3, Tom. II, p. 271. Taf. XIV. Paris.
1844. H. RATHKE, Zur Entwicklungsgeschichte der Maulwurfsgrille. J. MÜLLERS Archiv für Anat., Physiol. und wiss. Med. (Berlin). S. 27—37. Taf. II.
1848. R. LEUKART, Über die Morphologie und die Verwandtschaftsverhältnisse der wirbellosen Tiere. Braunschweig. Arthropoda, S. 77.
1853. AUBERT, Über die eigentümliche Struktur der Thoraxmuskeln der Insekten. Diese Zeitschr. Bd. IV, S. 388—399; Taf. XV.
- *1854. ZADDACH, Untersuchungen über die Entwicklung und den Bau der Gliedertiere. Berlin.
1857. C. SEMPER, Über die Bildung der Flügel, Schuppen u. Haare bei Schmetterlingen. Diese Zeitschr. Bd. VIII.
- 1858—1864. H. DE SAUSSURE, Histoire naturelle du Mexique. Tom. I. 3. und 4. Lieferung: Orthopteren.
1860. H. LANDOIS, Über das Flugvermögen der Insekten. Natur und Offenbarung. Bd. VI, S. 529—540. Münster in W.
1860. K. LANGER, Über den Gelenkbau bei den Arthrozoen. Denkschriften der Akademie zu Wien: mathematisch-naturwissenschaftliche Klasse. Bd. XVIII, S. 99—140.
1861. FR. LÖW, Beiträge zur Kenntnis der Orthopteren. Verhandlungen der zool. bot. Gesellschaft in Wien. Bd. XI, S. 405.
1861. C. BRUNNER v. WATTENWYL, Orthopterologische Studien. Ebenda.
46. I. (S. 221) Beiträge zu DARWINS Theorie über die Entstehung der Arten. II. Einige neue oder wenig bekannte Orthoptera.
- 1862—1863. FR. MEINERT, Anatomia Forficularum I. Dissert. med. Hafniensis. Kopenhagen.
1863. H. SCHAUIM, Über die Zusammensetzung des Kopfes und die Zahl der Abdominalsegmente bei den Insekten. Arch. f. Naturg. (WIEGMANN). 29. Jahrg. Bd. I, S. 247—260. Taf. XI. Mit Nachtrag. S. 365.
- 1864—1878. M. H. DE SAUSSURE, Mélanges orthoptérologiques. Mémoires de la Société de Physique et d'histoire naturelle de Genève. I fasc.: 1864, I Blattides, Bd. XVII. II fasc.: II Blattides, III Phasmides. III fasc.: 1870, IV Mantides, Bd. XXI (mit Supplement). IV fasc.: 1873—74, I Mantides, II Blattides, Bd. XXIII. V et VI fasc.: 1876—1878, III Gryllides, Bd. XXV.
1864. C. LINDEMANN, Notizen zur Lehre vom äußeren Skelette der Insekten (Gelenke und Muskeln der Füße). Bulletin de la société imp. des naturalistes de Moscou. Tom. XXXVII, Part 1, p. 426. Taf. IX.
1864. A. WEISMANN, Die nachembryonale Entwicklung der Musciden. Diese Zeitschr. Bd. XIV.

1865. H. REINHARD, Zur Entwicklungsgeschichte des Tracheensystems der
52. Hymenopteren mit besonderer Beziehung auf dessen morphologische
Bedeutung. Berliner Entomologische Zeitschr. Jahrg. 9. S. 187—218.
Taf. I und II enthält außerdem eine Besprechung des Segment mediaire.
1866. A. S. PACKARD, Observations on the Development and Position of the
53. Hymenoptera with notes on the Morphology of Insects. Proceed. of the
Boston Soc. of natur. Hist. Vol. X, S. 279—296.
1866. A. WEISMANN, Metamorphose von *Corethra plumicornis*. Diese Zeitschr.
54. Bd. XVI.
- *1866. F. A. MÜLLHÄUSER, Über das Fliegen der Insekten. 22.—24. Jahresber.
55. der Pollichia.
1867. H. LANDOIS, Die Ton- und Stimmapparate der Insekten in anatomisch-
56. physiologischer und akustischer Beziehung. Diese Zeitschr. Bd. XVII.
S. 105. Taf. X u. XI. 1868 Referat in TROSCHELS Archiv für Natur-
geschichte. 34. Jahrg. Bd. II, Heft 6.
- *1868/78. 57. A. S. PACKARD, Guide of the study of Insects. Salem U. S.
1868. E. VERNON, Zur Insertionsweise der Muskelfasern. Sitzungsberichte der
58. Kais. Akad. d. Wissensch., math.-naturwiss. Klasse. Wien. Bd. LVII.
Abt. 1.
1868. H. DE SAUSSURE, Etudes sur l'aile des Orthoptères. Annales des sciences
59. naturelles. Zoologie. Série 5. Tom. X. Paris. (Flügel nebst Gelenk
der Blattiden.)
- 1869 u. 1877. M. GANIN, Beiträge zur Erkenntnis der Entwicklungsgeschichte der
60. Insekten. Diese Zeitschrift. Bd. XIX. S. 381 f. Bd. XXVIII. S. 386 f.
- *1869. C. J. L. KRARUP-HANSEN, Beiträge zu einer Theorie des Fluges der Vögel,
61. Insekten und Fledermäuse. 48 S. Kopenhagen, Leipzig.
1869. M. E. J. MAREY, Mémoire sur le vol des insectes et des oiseaux. An-
62. nales des sciences naturelles. Série 5. Zool. Tom. XII.
1869. — Recherches sur le mécanisme du vol des insectes. Journal de
63. l'anatomie et de la physiologie, 6. année, p. 19 u. 337. (Der Inhalt
stimmt wesentlich mit dem in den Annales, Tom. XII über Insekten
Mitgeteilten überein.)
- 1869—1870. F. BRAUER, Betrachtungen über die Verwandlungen der Insekten im
64. Sinne der Deszendenztheorie. Verhandl. der k. k. zool.-bot. Gesellsch.
Wien. Bd. XIX. I u. II.
1870. O. BÜTSCHLI, Zur Entwicklungsgeschichte der Biene. Diese Zeitschr.
65. Bd. XX.
1870. H. A. HAGEN, Über rationelle Benennung des Geäders in den Flügeln der
66. Insekten. Stettiner entomologische Zeitung. Jahrg. 31. S. 316—320.
1870. B. TH. LOWNE, The anatomy and physiology of the Blow-Fly (*Musca*
67. *pothnitoria* [sic!]). London.
1870. A. SPEYER, Zur Genealogie der Schmetterlinge. Stettiner entomologische
68. Zeitung. Jahrg. 31. S. 202.
1871. V. GRABER, Fortgesetzte Untersuchungen über die nachembryonale Ent-
69. wicklung und die Cuticula der Orthopteren. Graz. 1. bzw. 3. Jahres-
bericht des k. k. zweiten Staatsgymnasiums.
1871. J. B. BEIL PETTIGREW, On the Physiology of Wings. Transact. Roy.
70. Soc. Edinburgh. Vol. XXVI, p. 321—448. Taf. XI—XVI.
1871. F. PLATEAU, Qu'est-ce que l'aile d'un insecte. Stettiner entomol. Zeitung,
71. Jahrg. 32. S. 33 und Journal de Zoologie. Tom. II. 1873.

1871. H. LANDOIS, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des Schmetterlings-
72. hüfzels in Raupe und Puppe. Diese Zeitschr. Bd. XXI.
1871. C. WANKEL, Orthopterologische Studien. Zeitschr. f. die ges. Naturw.
73. Bd. IV (Bd. XXXVIII). Berlin.
1872. H. LANDOIS, Über ein dem sog. Tonapparat der Cicaden analoges
74. Organ bei den hiesigen Grillen. Diese Zeitschrift. Bd. XXII, S. 348.
Taf. XXVIII.
1872. M. E. J. MAREY, Mémoire sur le vol des insectes et des oiseaux. Annales
75. des sciences naturelles. Série 5. Zool. Tom. XV.
1872. V. GRABER, Über den Tonapparat der Locustiden. Ein Beitrag zum
76. Darwinismus. Diese Zeitschr. Bd. XXII, S. 100. Taf. IX. Nebst
Anhang über diese Abhandlung auf S. 120.
1873. FR. LIEBE, Die Gelenke der Insekten. Programm des Königl. Gym-
77. nasiums zu Chemnitz. 4. 1 Taf.
1873. J. LUBBOCK, siehe 1876. Nr. 88.
1873. F. PLATEAU, siehe 1871. Nr. 71.
- 1871—1873/75. F. MÜLLER, Beiträge zur Kenntnis der Termiten. Jenaische
78. Zeitschr. f. Med. u. Naturw. VII. Bd. 1871—1873. IX. Bd. 1875 (bes.
S. 252, 3. Abs.).
- *1873. A. S. PACKARD, Ancestry of Insects. Salem. (Mémoires Peabody Acad.
79. of Science?)
1874. A. GERSTÄCKER, Über das Vorkommen von Tracheenkiemen bei aus-
80. gebildeten Insekten. Diese Zeitschr. Bd. XXIV, S. 204—252. Taf. XXIII.
1874. V. GRABER, Über den Bau und die Entstehung einiger noch wenig be-
81. kannter Stridulationsorgane der Heuschrecken und Spinnen. Mitteilun-
gen des naturwissenschaftl. Vereins für Steiermark in Graz. S. 32—46.
1 Taf.
- *1874. H. DE SAUSSURE, Mission scientifique au Mexique et dans l'Amérique
82. Centrale. Ouvrage publié par ordre du Ministère de l'instruction pu-
blique. Zool. Orthoptera. Paris.
- 1875—1881. J. KÜNKEL D'HERCULAI, Recherches sur l'organisation et le déve-
83. loppement des Volucelles. Paris.
1875. F. MÜLLER, siehe 1873, Nr. 78.
- *1875. J. B. BELL PETTIGREW, Die Ortsbewegungen der Tiere. Autorisierte
84. deutsche Übersetzung. Leipzig, Brockhaus, und in Internat. wissenschaftl.
Bibl. von J. CZERMAK und J. ROSENTHAL. Bd. X.
- *1875. O. ROGER, Das Flügelgeäder der Käfer, zugleich ein fragmentärer Ver-
85. such zur Auffassung der Käfer im Sinne der Descendenztheorie.
Erlangen.
1876. PAUL MAYER, Ontogenie und Phylogenie der Insekten. Jenaische Zeit-
86. schrift f. Med. u. Naturw. Bd. X. Suppl. 1, 2. (Referat auch bei
PALMÉN, Tracheensystem.)
1876. J. MUIR, Die Mundteile der Orthopteren. Jahresb. d. naturhistorischen
87. Vereins Lotos. Prag. S. 40—71. Taf. I—VIII.
- *1876. JOHN LUBBOCK, Über den Ursprung und die Metamorphose der Insekten.
88. Engl. Ausgabe 1873. Deutsch von W. SCHLÖSSER, Jena.
1876. GANIN, Materialien zur Kenntnis der postembryonalen Entwicklungs-
89. geschichte der Insekten. (Russisch, Warschau.) 1877 Referat von
HOYER in dieser Zeitschr. Bd. XXVIII.

1876. C. BRUNNER v. WATTENWYL, Die morphologische Bedeutung der Seg-
90. mente, speziell des Hinterleibes bei den Orthopteren. Festschr. z. Feier
d. 25jähr. Bestehens d. k. k. zool.-bot. Gesellschaft. Wien.
1876. WOODWARD, On an Orthopterous Insect. *Lithomantis carbonaria*. The
91. Quarterly Journal of the geological society. Vol. XXXII. London.
p. 60. Taf. IX.
- 1876—1878. H. DE SAUSSURE, Gryllides. Mémoires de la société de Phys. et
92. d'histoire natur. de Genève. Tom. XXV. I. et II. part. Paris, Genève-
Bâle. 5. et 6. fasc. avec planches (siehe Nr. 49).
- *1876. V. TATIN, Expériences sur le vol mécanique. Ecole prat. d. haut. études
93. Physiol. expér. Trav. du laborat. de MAREY. p. 293—302.
- *1877. — Expériences physiologiques et synthétiques sur le mécanisme du
94. vol. Ibid., p. 87—108.
1877. V. GRABER, Die Insekten. München. Teil I: Der Organismus der In-
95. sekten.
1877. TH. H. HUXLEY, A manual of the anatomy of invertebrated animals.
96. London. p. 397—451. The insecta.
1877. JOHN LUBBOCK, On some Points in the Anatomy of Ants (Kopf). The
97. Monthly Microscop. Journal. Vol. XVIII, p. 121—142. 1879. 4 Taf.
- *1877. F. MÜLLER, Die Flügeladern der Schmetterlingspuppen. Kosmos. Jahr-
98. gang 1877.
1877. 99. J. A. PALMÉN, Morphologie des Tracheensystems. Leipzig.
- 1877/1878. HARTINGS, Über den Flug. Niederländ. Archiv f. Zool. Bd. IV.
100. Leiden.
1878. H. DEWITZ, Beiträge zur postembryonalen Gliedmaßenbildung bei den
101. Insekten. Diese Zeitschr. Bd. XXX Suppl.
1878. C. GEGENBAUR, Grundriß der vergleichenden Anatomie. II. Aufl. S. 261.
102. Über Morphologie der Flügel.
1878. TH. H. HUXLEY, Grundzüge der Anatomie der wirbellosen Tiere. Autori-
103. sierte Übersetzung von SPENGLER. Leipzig.
1878. H. STRASSER, Zur Mechanik des Fluges. (Mit 1 Taf.) Arch. f. Anat. u.
104. Physiol. Anat. Abteil. S. 319—350.
- *1878. F. KATTEr, Über Insekten-, speziell Schmetterlingsflügel. Entom. Nach-
105. richten. 4. Jahrg.
- *1879. GEORG v. HOFMANN, Über die morphol. Deutung der Insektenflügel.
106. Jahresber. d. akad. naturwissensch. Vereins Graz. 5. Jahrg.
- *1879. N. POLETAJEV, Du développement des muscles d'ailes chez les Odonates.
107. Horae Soc. Ent. Ross. Vol. XVI. S. 10—37, 5. Taf. 1880 Notiz darüber
im Zool. Anz. S. 212.
1880. 108. H. A. HAGEN, Glatte Muskelfasern bei Insekten. Zool. Anz. S. 304.
1880. H. STRASSER, Grundbedingungen der aktiven Lokomotion. Abhandl. der
109. naturforsch. Gesellsch. Halle. Bd. XV, S. 121—126.
- *1880. MEINERT, Sur l'homologie des élytres des Coléoptères. In: Entomo-
110. logisk Tidskrift. Stockholm. Bd. I (p. 168).
1880. E. ADOLPH, Über Insektenflügel. Nova acta. Abhandl. der kaiserl. Leop.
111. Carol. deutschen Akad. d. Naturforscher. Bd. XII, 2.
1881. 112. — Berichtigung z. Hymenopterenflügel. Zool. Anz. Jahrg. 4. S. 187.
1881. A. HAMMOND, On the Thorax of the Blow-fly (*Musca vomitoria*). The
113. Journal of the Linnean Society. Zoology. Vol. XV. London. p. 9—31.
Taf. I und II.

- *1880 81. N. POLETAJEW, Über die Flügmuskeln der Rhopaloceren. Arb. d.
114. russ. Entomol. Gesellsch. 1881. Bd. XIII. 98. 1 Taf. — Zoolog. An-
zeiger 1880. 3. Jahrg. Nr. 54. Bd. III. S. 212: Die Flugmuskeln der
Lepidopteren und Libelluliden.
1881. H. DEWITZ, Über Flügelbildung bei Phryganiden und Lepidopteren. Ber-
115. liner entomol. Zeitschr. Bd. XXV.
1881. H. A. HAGEN, Einwürfe gegen PALMÉNS Ansicht von der Entstehung des
116. geschlossenen Tracheensystems. Zool. Anz. Jahrg. 4.
1881. G. HAYEK, Handbuch der Zoologie. Wien.
1881. J. LUBBOCK, On the anatomy of Ants (Thorax). The transactions of the
118. Linnean Society of London (1879—1888). 2 sér. Vol. II. Zoology.
Part II (1881), p. 141—154. Taf. XI u. XII.
1881. R. v. LENDENFELD, Der Flug der Libellen. Sitzber. der k. k. Akad. der
119. Wissensch. Wien. Math. naturw. Klasse. Jahrg. 4. Bd. LXXXIII.
Abt. 1, S. 23.
1881. H. A. PAGENSTECHER, Allgemeine Zoologie oder Grundgesetze des tie-
120. rischen Baues und Lebens. Berlin. III. Teil. 1878. S. 108—144. IV. Teil.
1881.
- *1882. A. BERLESE, Osservazioni sulla anatomia del *Gryllus campestris* L. Atti Soc.
121. Veneto Trent. in Padova. Vol. VII (vgl. Bull. Soc. Ven. Trent. Pad. Bd. I).
1882. F. BRAUER, Über das segment médiaire Latr. Sitzungsber. d. kais. Akad.
122. d. Wissensch. in Wien. Mathem.-naturw. Klasse. Bd. LXXXV, Abt. 1.
Betrifft den Thorax bes. der Hymenopteren, Dipteren u. Ephemeren.
1882. L. MOLEYRE, Recherches sur les organes du vol chez les Insectes de
123. l'ordre des Hémiptères. Comptes rendus hebdom. d. séance. de l'acad.
des sciences de Paris. Tom. XCV, No. 7, p. 349—352.
1882. H. STRASSER, Über die Grundbedingungen der aktiven Lokomotion. Abh.
124. d. naturforsch. Gesellsch. zu Halle. Bd. XV, S. 121—197.
1882. A. VAYSSIÈRE, Métamorphose du Prosopistoma. Annales des sciences
125. naturelles, Zoologie VI. Serie 11. L'organisation des Larves des
Ephémères. Ibid. VI. Serie 13.
1882. C. BRUNNER v. WATTENWYL, Prodrömus der europäischen Orthopteren.
126. Leipzig. Mit reichlicher Literaturangabe.
1883. E. ADOLPH, Zur Morphologie der Hymenopterenflügel. Nova acta aca-
127. demiae Leop. Carol. naturae curiosorum. Halle. Bd. XLVI.
1883. 128. H. DEWITZ, Rudimentäre Flügel bei Coleopteren. Zool. Anz. 6. Jahrg.
1883. FR. KLEUKER, Über endoskeletale Bildungen bei Insekten. Dissert. Güt-
129. tingen. (Mit weiterer, älterer Literatur über das Endoskelett.)
1883. C. LUKS, Über die Brustmuskulatur der Insekten. Jenaische Zeitschr.
130. f. Naturw. u. Med. Bd. XVI. S. 529—552.
1883. W. ROUX, Beiträge zur Morphologie der funktionellen Anpassung. Ebenda.
131. Bd. XVI. S. 358—427.
1883. J. STEEN, Anatomisch-histologische Untersuchungen von *Terebellides*
132. *Stroemii*. Ebenda. Bd. XVI, S. 201—246.
1883. P. C. AMANS, Essai sur le vol des insectes. Revue des scienc. naturelles.
133. Montp. Paris. sér. 3. Tom. II, p. 469—490.
1884. — Sur les organes du vol des Orthoptères. Ibid. sér. 3. Tom. III,
134. p. 121—139.
1884. — Sur les organes du vol des Hyménoptères. Ibid. sér. 3. Tom. III,
135. p. 485—522.

1884. P. C. AMANS, Revue des scienc. naturelles. Montp. Paris. sér. 3. Tom. IV.
136. Referat über die in den Annales 1885 (Nr. 143) veröffentlichte Arbeit.
1884. G. CARLET, Sur les muscles de l'abdomen de l'abeille. Compt. rendus.
137. Tom. XCVIII, p. 758—759.
1884. FR. DAHL, Beiträge zur Kenntnis des Baues und der Funktionen der
138. Insektenbeine. Arch. f. Naturgeschichte. 50. Jahrg. I. S. 146—193.
Taf. XI—XIII. Auch als philos. Inaug.-Diss. Kiel 1884. Vorl. Mitteil.
im Zool. Anz. 1884. Jahrg. 7. S. 38.
- 1884 (1885). V. GRABER, Über die Mechanik des Insektenkörpers. Biolog.
139. Centralbl. Bd. IV, S. 560—570.
1884. P. PANCRITIUS, Beiträge zur Kenntnis der Flügelentwicklung bei Insekten.
140. Inaug.-Dissert. Königsberg.
1884. — Notiz über Flügelentwicklung bei Insekten. Zool. Anz. 7. Jahrg.
141. S. 458.
1884. G. A. POUJADE, Note sur les attitudes des insectes pendant le vol. An-
142. nales de la société entomologique de France. 6 sér. Tom. IV.
1885. P. C. AMANS, Comparaisons des organes du vol dans la série animale. Des
143. organes du vol chez les insectes. Annal. d. sciences naturelles. Zool.
VI. sér. Tom. XIX., Art. No. 2. Anzeige in Revue des sciences na-
turelles. sér. 3. Tom. IV, No. 4, p. 524.
1885. FR. BRAUER, Systematisch-zoologische Studien. Sitzungsber. d. kais. Akad.
144. d. Wissensch. Wien. Math.-naturw. Klasse. Bd. XCI. Abt. 1.
1885. A. KOROTNEFF, Die Embryologie der Gryllotalpa. Diese Zeitschr. Bd. XLI.
145. S. 570—604.
1885. A. KOWALEWSKY, Beiträge zur nachembryonalen Entwicklung der Musci-
146. den. Zool. Anz. Jahrg. 8. Nr. 188, 189, 190.
1886. FR. BRAUER, Ansichten über die paläozoischen Insekten und deren Deu-
147. tung. Annalen d. k. k. naturhist. Hofmuseums. Wien. Bd. I, S. 87,
Taf. VII und VIII.
1886. N. CHOŁODKOWSKY, Zur Morphologie der Insektenflügel. Zoolog. Anz.
148. 9. Jahrg. S. 615.
1886. V. GRABER, Die äußeren mechanischen Werkzeuge der Tiere. Teil II.
149. Wirbellose Tiere. (In: Das Wissen der Gegenwart, Bd. XLV.)
1886. E. HAASE, Die Prothorakalanhänge der Insekten. Zool. Anz. 9. Jahrg.
150. S. 711 u. 712.
1886. — Über die Vorfahren der Insekten. Sitzungsber. u. Abh. d. naturw.
151. Gesellsch. Isis in Dresden. Abh. 11, S. 85.
1886. H. A. HAGEN, Kurze Bemerkungen über das Flügelgeäder der Insekten.
152. Wiener Entomol. Zeitung. Bd. V, S. 311—312.
- *1886. H. J. KOLBE, Die Zwischenräume zwischen den Punktstreifen der punk-
153. tiert gestreiften Flügeldecken der Coleopteren als rudimentäre Rippen
aufgefaßt. 14. Jahresber. der zool. Sektion des westfäl. Prov.-Vereins f.
Wissensch. u. Kunst. S. 57—59. Münster.
- *1886. L. C. MIALL and A. DENNY, The structure and Life-history of the
154. Cockroach (*Periplaneta orientalis*). London and Leeds. Studies in
Comparative Anatomy. Vol. III.
1886. J. REDTENBACHER, Vergleichende Studien über das Flügelgeäder der In-
155. sekten. Annalen des Hofmuseums Wien. Bd. I. Mit Tabellen zur
Identifizierung der älteren Ader-Nomenklatur.

1886. A. REHBERG, Über die Entwicklung des Insektenflügels an *Blatta germanica*. Jahresber. des königl. Gymnasiums zu Marienwerder. Schuljahr 1885/86.
156.
1887. N. CHOŁODKOWSKY, Über die Prothorakalanhänge der Lepidopteren. Zool. Anz. 10. Jahrg. Nr. 244, S. 102.
157.
1887. B. GRASSI, Anatomia comparata dei Tisanuri e considerazioni generali sull'organizzazione degli Insetti. Atti della Reale Accademia dei Lincei. 4. ser. Bd. IV, classe Naturali. S. 543 ff. 5 Taf. Roma 1887. Dazu BRAUER: Zoolog. Anz. 11. 1888.
158.
1888. FR. BRAUER u. J. REDTENBACHER, Ein Beitrag zur Entwicklung des Flügelgeüders der Insekten. Ebenda. 11. Jahrg. S. 443.
159.
1888. FR. BRAUER, Bemerkungen zur Abhandlung GRASSIS über die Vorfahren der Insekten usw. Ebenda. 11. Jahrg. Nr. 291, S. 598.
160.
1888. A. KÖLLIKER, Zur Kenntnis der quergestreiften Muskelfasern. Diese Zeitschr. Bd. XLVII. S. 689—710. Taf. XLIV u. XLV.
161.
1888. RAMÓN Y CAJAL, Observations sur la texture des fibres musculaires des pattes et des ailes des insectes. Internat. Monatsschr. f. Anat. u. Physiol. Bd. V, S. 205 u. 254. Taf. XIX—XXII.
162.
1889. 163. E. ADOLPH, Über Aderung der Käferflügel. Zool. Anz. Jahrg. 12. S. 487.
1889. V. GRABER, Vergleichende Studien über die Embryologie der Insekten und insbesondere der Musciden. Denkschriften der kaiserl. Akademie der Wissenschaften Wien, mathem.-naturwiss. Klasse. I. VI. Bd. S. 257 bis 314. Taf. I—X.
164.
- *1889. B. GRASSI et ROVELLI, I progenitori dei Miriopodi e degli Insetti. Memoria 6: Natural. Sicil. anno 9. Diese und andre, vom Jahre 1885 her datierende Arbeiten GRASSIS, welche für unser Thema von mehr allgemeinem Interesse sind, habe ich nicht eingesehen.
165.
1889. E. HAASE, Die Zusammensetzung des Körpers der Schaben. Sitzungsber. der Berl. Gesellsch. naturforsch. Freunde. Nr. 6, S. 128.
166.
1889. 167. E. HAASE, Zur Anatomie der Blattiden. Zool. Anz. Nr. 303.
1889. H. A. HAGEN, Spaltung eines Flügels, um das doppelte Adernetz zu zeigen.
168. Zool. Anzeiger. 12. Jahrg. Nr. 312.
- *1889. 169. N. M. RICHARDSON, Entomologists Monthly Mag. Vol. XXV, S. 289. London.
1889. C. SCHAEFFER, Beiträge zur Histologie der Insekten. Zool. Jahrbuch. III. Bd. Abteil. für Anatomie. 4. Heft.
170.
- *1889. V. UNGERN-STERNBERG, Betrachtungen über die Gesetze des Fluges. Zeitschrift des deutschen Vereins zur Förderung der Luftschiffahrt. Naturwissensch. Wochenschrift von POTONIÉ. Bd. IV. S. 158.
171.
1889. W. M. WIEBELER, The Embryology of *Blatta germanica* and *Doryphora decemlineata*. Journal of Morphology. Vol. III. No. 2.
172.
1890. A. v. BONDORFF, Ableitung der Skulpturverhältnisse bei Coleopterenflügeln. Zool. Anzeiger. 13. Jahrg. S. 342.
173.
1890. S. RAMÓN Y CAJAL, Coloration par la méthode de GOLGI des terminaisons des trachées et des nerfs dans les muscles des ailes des insectes. Zeitschrift für Mikroskopie. Bd. VII.
174.
1890. J. CARRIÈRE, Die Embryonalentwicklung von *Chalicodoma muraria*. (Mitteilung.) Zool. Anzeiger. Jahrg. 13. Nr. 327, S. 70 f. und Archiv für. mikr. Anatomie. Bd. XXXV. S. 141—165, ferner siehe Nr. 198.
175.
1890. N. CHOŁODKOWSKY, Embryonalentwicklung von *Blatta germanica*. Zool. Anz. Jahrg. 13. S. 525.
176.

1890. H. DEWITZ, Tracheensystem bei Insektenlarven (Zur Stigmenfrage, Pro-
177. thorakalstigma). Ebenda. Jahrg. 13. S. 500.
- 1890—1892. E. KORSCHOLT u. K. HEIDER, Lehrbuch der vergleichenden Entwick-
178. lungsgeschichte der wirbellosen Tiere. Spezieller Teil. Heft 1, 2. Jena.
- 1890—1892. B. T. LOWNE, The Anatomy, Physiology, Morphology and deve-
179. lopment of the Blow-fly (*Calliphora erythrocephala*). A study in the
comparative Anatomy and Morphology of Insects. 2. Bde. London.
Tabelle der Nomenklatur-Synonymik im Thorakalskelett S. 189.
1890. E. VERNON, Über Schmetterlingsflügel und die sog. Imaginalscheiben der-
180. selben (*Bombyx mori*). Zool. Anzeiger. 13. Jahrg. Nr. 329. S. 116.
1891. N. CHOŁODKOWSKY, Die Embryonalentwicklung von *Phyllodromia ger-*
181. *manica*. Mém. de l'acad. imp. des sciences de St. Pétersbourg. 7. sér.
Tom XXXVIII. No. 5. 1892.
1891. E. HAASE, Zur Entwicklung der Flügelrippen der Insekten. Zool. Anz.
182. 14. Jahrg. S. 116.
1891. H. SIMROTH, Die Entstehung der Landtiere. (Ein biologischer Versuch.)
183. Leipzig. (Großes Literaturverzeichnis.)
- *1891. J. VOSSELER, Untersuchungen über glatte und unvollkommen gestreifte
184. Muskeln der Arthropoden. 150 S. 6 Taf. Tübingen.
1892. C. HOFFBAUER, Beiträge zur Kenntnis der Insektenflügel. Diese Zeitschr.
185. Bd. LIV. (Histologisches über alle Ordnungen, bes. Coleopteren nebst
allgemein morphologischer Vorbemerkung.)
1892. TH. LIST, Morphologisch-biologische Studien über den Bewegungsapparat
186. der Arthropoden. In: Morphol. Jahrb. S. 380 ff. und in: Mitteil. d. Zool.
Station Neapel. 1896. S. 74 ff.
1892. A. SPULER, Zur Phylogenie und Ontogenie des Flügelgeäders der
187. Schmetterlinge. Diese Zeitschr. Bd. LIII. S. 597—646.
1893. 188. H. J. KOLBE, Einführung in die Kenntnis der Insekten. Berlin.
1893. W. M. WHEELER, A contribution to insect embryology (über *Xiphidium*).
189. Journal of Morphology. Vol. VIII. Mit sehr reichlicher Bibliographie
über Embryologie.
- *1893. H. DE SAUSSURE, Revue des Blattides. Revue suisse de Zoologie. Tom I,
190. fasc. 2.
- *1894. — Notice morphologique sur les Gryllotalpiens. Ebendort, Tom II,
191. fasc. 2.
- *1895. 192. J. H. COMSTOCK and S. KELLOG, Elements of Insect-Anatomy.
1895. R. HEYMONS, Embryonalentwicklung von Dermapteren und Orthopteren.
193. Jena.
1895. TH. LIST, Morphologisch-biologische Studien über den Bewegungsappa-
194. rat der Arthropoden. I. Teil: *Astacus fluviatilis*. Morphol. Jahrbuch.
Bd. XXII. S. 380—440. Taf. XIV—XVIII.
1896. J. H. FABRE, Études sur les Locustiens. Annales des Sciences naturelles
195. Zool. (8) V, 1. Taf. VI.
1897. TH. LIST, Morphologisch-biologische Studien über den Bewegungsapparat
196. der Arthropoden. II. Teil: Die Decapoden: Mitteil. d. Zool. Stat. zu
Neapel. Bd. XII, S. 74—168. Taf. IV—VI.
1897. JAWOROWSKY, Zu meiner Extremitäten- und Kiementheorie bei Arthro-
197. poden. Zool. Anz. 20. Jahrg. Nr. 532.

1898. J. CARRIÈRE u. O. BÜRGER, Die Entwicklungsgeschichte der Mauerbiene
198. im Ei. Nova acta. Abhandl. der kais. Leop. Carol. deutschen Akademie
d. Naturforscher. Halle. Bd. LXIX. Nr. 2, bes. Teil II. (Angaben über
embryonale Segmentierung!) S. 255—420.
- 1898, 1899. J. H. COMSTOCK and J. G. NEEDHAM, The Wings of insects.
199. American naturalist. 1898. Vol. XXXII. Kap. 1, S. 42; Kap. 2, S. 81;
Kap. 3, S. 231 usw.; Kap. 4, S. 768 u. 1899, Vol. XXXIII, S. 117, 573, 845.
1898. E. KRÜGER, Über die Entwicklung der Flügel der Insekten mit beson-
200. derer Berücksichtigung der Deckflügel der Käfer. Inaugural-Dissert-
ation u. Preisschr. d. phil. Fakultät. Göttingen.
1899. CH. PEREZ, Sur la Métamorphose des Insectes. Bulletin de la société
201. entomologique de France. S. 398—402, Paris. (Über Phagocytose.)
1900. 202. REULEAUX, Lehrbuch der Kinematik. Bd. II. Braunschweig.
1900. BR. WAHL, Über das Tracheensystem und die Imaginalscheiben der
203. Larve von Eristalis tenax. Arb. a. d. zool. Instituten Wien u. Triest.
Bd. XII. Wien.
1901. 204. A. FLEISCHMANN, Die Descendenztheorie. Leipzig.
1901. H. J. KOLBE, Vergleichend-morphologische Untersuchungen bei Coleo-
205. pteren. Arch. f. Naturgesch. 67. Jahrg. Beiheft. (Über Aderung des
Flügels.)
1901. A. PETRUNKEWITSCH und G. V. GUATA, Über den geschlechtlichen
206. Dimorphismus bei den Tonapparaten der Orthopteren. Zool. Jahrb.
V. Bd., 14. Abt. f. Systematik u. Biologie. Heft 4, S. 271. Taf. XV
bis XVIII.
1901. 207. R. TÜMPER, Die Geradflügler Mitteleuropas. Eisenach.
1901. BR. WAHL, Die Entwicklung der hypodermalen Imaginalscheiben im
208. Thorax und Abdomen der Larve von Eristalis. Diese Zeitschrift.
Bd. LXX. Referat von ESCHERICH in: Allgem. Zeitschr. f. Entomol.
VII. Bd. Nr. 45.
1902. J. H. COMSTOCK and CHUJIRO KOCHI, The Skeleton of the head of
209. insects. American naturalist. Bd. XXXVI.
1902. F. SILVESTRI, Einige Bemerkungen über den sogenannten Mikrothorax
210. der Insekten. Zool. Anz. Nr. 680. Bd. XXV, S. 619.
1902. J. VOSSELER, Beiträge zur Faunistik und Biologie der Orthopteren Alge-
211. riens und von Tunis. Zool. Jahrb., Abt. f. Systematik. XVI. Bd.,
Heft 2. XVII. Bd., Heft 1 (mit reichlichen Literaturangaben).
1902. K. W. VERHOEFF, Über Dermapteren. 1. Aufsatz. Zool. Anz. Nr. 665.
212. XXV. Bd. Zugleich Abschnitt auf S. 204 ff.: Über den Mikrothorax der
Insekten.
1902. — Über die Nerven des Metacephalsegmentes und die Insektenordnung
213. Oothecaria. Ebenda, 1903. Nr. 685. Bd. XXVI.
1903. — Beiträge zur vergleichenden Morphologie des Thorax der Insekten
214. mit Berücksichtigung der Chilopoden. Nova acta. Abhandl. der
kaiserl. Leop. Carol. deutschen Akad. d. Naturf. Bd. LXXXI. Nr. 2.
Halle. I. Vergleichende Morphologie der Laufbeine der Opisthognatha
(Chilopoda, Collembola, Thysanura, Insecta). II. Über den Thorax der
Insekten, mit besonderer Berücksichtigung des Mikrothorax und der
Pleuren.

1903. R. BREED, The changes, which occur in the muscles of a Beetle, *Thymalus marginicollis* Chev. during metamorphosis. Cambridge, Mass., U. St. A. Bull. of the Mus. of compar. Zool. at Harvard College. Vol. XL. No. 7 (mit großer Literatur). Coleopt.
- 215.
1903. C. BÖRNER, Kritische Bemerkungen über einige vergleichend-morphologische Untersuchungen K. W. VERHOEFFS. Zool. Anz. Bd. XXVI. Nr. 695, 96. S. 290—315.
- 216.
1903. R. V. LENDENFELD, Beiträge zum Studium der Flügel der Insekten mit Hilfe der Momentphotographie. Biol. Centralbl. Bd. XXIII, S. 227.
- 217.
1903. JOH. REGEN, Neue Beobachtungen über die Stridulationsapparate der saltatoren Orthopteren. Arb. aus d. zool. Instituten Wien u. Triest. Bd. XIV. Heft 3. Mit 2 Taf.
- 218.
1903. K. W. VERHOEFF, Intercalarsegmente der Chilopoden. Arch. f. Naturg. (Enthält morphologische Untersuchungen an Skelett und an der Muskulatur. Antwort auf BÖRNER.)
- 219.
1903. W. L. TOWER, The origin and Development of the Wings of Coleoptera. Zool. Jahrb. Abt. f. Ontogenie u. Physiologie. Bd. XVII. Heft 3.
- 220.
1903. ——— Colors and Color patterns of Coleoptera. The Decennial Publications (The university of Chicago). Bd. X (vgl. zu Kap. I, II. Teil. S. 507).
- 221.
1904. E. RAY LANKESTER, The Structure and Classification of the Arthropoda. The Quarterly Journal of Microscopical Science. New Series Nr. 188. Vol. XLVII. Part 4, p. 523—582.
- 222.
1904. K. W. VERHOEFF, Zur vergleichenden Morphologie und Systematik der Japygiden. Zugleich 2. Aufsatz über den Thorax der Insekten. Arch. für Naturgesch. 70. Jahrg. 1. Bd. 1. Heft. Berlin. (Erwiderung auf BÖRNER 1903.)
- 223.

Einige noch nachträglich eingesehene Arbeiten.

- *1800. K. ILLIGER, Versuche einer systematischen Terminologie für das Tierreich und Pflanzenreich.
- 224.
1806. ——— Zusätze zu der Terminologie der Insekten. Abh. I im Magazin für Insektenkunde. Bd. V (1805). Braunschweig.
- 225.
1816. J. C. SAVIGNY, Mémoires sur les Animaux sans vertèbres. Fasc. 1.
- 226.
- Paris.
- *1825. J. V. AUDOUIN, Insectes. Dictionnaire classique d'Hist. naturelle dir. par Bory de St. Vincent. Paris. Tom VIII.
- 227.
- 1833—34. E. DOUBLEDAY, Abstract of M. STRAUSS-DÜRKHEIMS »Considérations Générales sur l'Anatomie comparée des Animaux articulés«. The Entomological Magazine: 1. Aufsatz 1833 in 3 Teilen im I. Bd.; 2. Aufsatz 1834 im II. Bd. S. 121.
- 228.
- 1833—34. E. NEWMAN, Osteology, or external Anatomy of Insects. The Entomological Magazine: Letter I, 1833, Bd. I, S. 394—413. Letter II, 1834, Bd. II, S. 60—92.
- 229.
1888. K. JORDAN, Anatomie und Biologie der Physapoda. Diese Zeitschr. Bd. XLVII. S. 541—620. Taf. XXXVI—XXXVIII. (Von den Flügelgelenken ist nur eine oberflächliche Anschauung möglich; die Muskulatur ist eingehender, wenn auch nur nebenbei, beschrieben.)
- 230.

Erklärung der Abbildungen.

Verzeichnis der allgemein gültigen Abkürzungen
und Bezeichnungen:

Chitinskelett.

- a*₁, vordere Tergalplatte } im Meso- und
*a*₂, mittlere Tergalplatte } Metathorax;
*a*₃, hintere Tergalplatte }
a bedeutet am Coxalrand den Vorder-
 winkel;
a als *Ia*, *IIa*, *IIIa* bedeutet Abdominal-
 segment, erstes, zweites, drittes usw.;
a im »Mikrothorax« = hintere Kehl-
 platte;
ak, Analgelenkkopf;
ap, Apodem;
aw, Analwurzelfeld;
b, *b*₁, Mittelgelenkstück, Mittelgelenk;
*b*₂, dessen Faltenumschlag im Meso-
 thorax;
b bedeutet am Coxalrand den Hinter-
 winkel;
b im »Mikrothorax«: Kehlplättchen;
br, Querbrücken, allgemein;
*c*₁, Vermittlungsplatte in d. Analwurzel;
*c*₂, Analwurzelplatte;
C, Caput, Kopf von *Gryllus domesticus*;
c, am Coxalrand = Seitenwinkel und
 Hüftgelenk, Coxalgelenk;
c, am Unterende v. *lp* = Hüftgelenkkopf;
c, im »Mikrothorax« = Nackenplätt-
 chen;
cg, Costalgelenk;
*ch*₁, Chitinsehnenplättchen, an der Prä-
 segmentallamelle;
*ch*₂, Chitinsehnenplättchen am meso-
 thorakalen Analgelenkkopf;
ck (in *cg*), Costalgelenkkopf, bes. im
 Mesothorax;
est, Coxosternum;
cx, Coxa, Hüfte mit *a*, *b*, *c*, *d*;
cp, Präcoxalplatte, Trochantin;
cw, Costalwurzelfeld;
d, Analgelenkplatte mit Analgelenk-
 kopf *ak*;
*d*₁, vordere Analgelenkplatte, in Fig. 10
 unterstrichen;
*d*₂, hintere Analgelenkplatte;
d, am Coxalrand der Innenwinkel;
d, im »Mikrothorax«: Nackenplatte;
*dt*₁, der abgeflachte Teil des tergalen
 paarigen Seitenfeldes;
e, im »Mikrothorax«: Kehlplättchen;
e, Teil der Analgelenkplatte;
ed, Entodorsum, endotergale Leiste;
ek, Episternalgelenkkopf (Mesothorax);
ep, Episternalgelenkplatte;
est, epimerales Sternit, sternellum Com-
 stock;
f, im »Mikrothorax«: Kehlplatte;
f, im Mesothorax: Costalwurzelplatte;
*fl*₁, Costalfeld des Flügels im weit. Sinne,
 im Mesothorax mit Präcostalfeld;
*fl*₂, Analfeld, Analfächer des Flügels;
*fl*₃, Anallappen des Flügels;
g, im »Mikrothorax«: Kehlplättchen;
gh, Gelenkhaut;
h, im Mesothorax, Verbindungshaut des
 Deckflügels mit dem Gelenk;
h, im »Mikrothorax«: Kehlplättchen;
hp, Hautpolster;
hw, Hinterwinkel des Metascutum;
i, im »Mikrothorax«: Kehlplättchen;
k, Endknoten der Schrillleiste im Deck-
 flügel;
l, episternale Verbindungsleiste im Meso-
 thorax;
li, *lig*, Ligament;
lp, Pleurallamelle und Pleuralleiste mit
pk und *c*;
m, Kehlplatte im »Mikrothorax«;
mh, Mittelgelenkhöhle, Mittelhöhle, ein
 Teil der Flügelgelenkhöhle;
*p*₁, vordere Epimeralgelenkplatte;
*p*₂, hintere Epimeralgelenkplatte;
pa, paarige Apophyse;
*pf*₁, Präcostalfeld des Deckflügels;
ph, Phragmen, *ph*₁, *ph*₂, *ph*₃ Protero-
 phragma (auch *pph*), Deutophragma
 und Tritophragma;

pk, Pleuralgelenkkopf der Pleuralleiste;
pl₁, Episternum;
pl₂, Epimeron;
pl, Pleuralplatte im Abdomen;
plf, Pleuralfurchung;
plh (auch *ph*), Flankenhaut;
pph, Proterophragma;
pst, Parasternum im Abdomen;
s, Sporn am Tergalfortsatz *ta*;
st, Sternit;
sti, Stigma;
sp, »Hautfeld« im Flügel;
t, unpaares tergaes Mittelfeld;
t₁, paariges tergaes Seitenfeld, insbesondere der gewölbte Teil desselben, vgl. *dt₁*;
t + t₁, Scutum;
t₂, Präscutum;
ta, Tergalfortsatz der Analgelenkplatte *d₂* (im Metathorax) mit Sporn *s*;
tb, mittlere tergaes Gelenkbucht;
th, Tergalhebel;
ti, Titillator;
tp, Postscutum;
tr, Tracheen;
tro, Trochanter;
ts, Tergalspalt;
tr, Präsegmentallamelle;
ua, unpaare Apophyse, epimerales Sternit, sternellum COMSTOCK;
v, Verbindungssteg der XIII. und IX. Ader im Hinterflügel;

O, »Mikrothorax«, zweites Maxillensegment;
I, Prothorax;
II, Mesothorax;
III, Metathorax;
I usw. römische Ziffern im Flügel bezeichnen die Adern, vgl. REDTENBACHER;
Ia, *Ila*, *IIla*, *IVa* usw. die Hinterleibsegmente: erstes Abdominalsegment usw.

Muskulatur.

bm, sternale Beinmuskulatur;
dlm, dorsale Längsmuskeln;
dvm, Dorsoventralmuskeln;
gm, Keimdrüsenmuskel;
ifm, Intersegmentalfaltenmuskel;
idem und *ism*, intersegmentale Dorsoventralmuskeln, erstere v. Prothorax nach vorn zum »Mikrothorax«;
ipm, intersegmentale Pleuralmuskeln im Abdomen;
im, Darmmuskel;
pm, Pleuralmuskeln, Seitenmuskeln;
rm, Transversalmuskeln, Quermuskeln im Abdomen;
stm, Stigmenmuskel;
vlm, ventrale Längsmuskeln;
zm, Apodem (*ap*) = Apophysenmuskel (*pa*).

Tafel XXVI.

Fig. 1. (Vergr. 12fach.) Der Hinterflügel in Ruhelage, bei dorsaler Ansicht. Die Faltung ist etwas gelockert, so daß die — normalerweise unter der doppelten VII. Ader geborgenen — distalen Teile der I. und III. Ader seitlich zum Vorschein gekommen sind. Die Figur zeigt im besonderen die Ansicht des Costalfeldes *tl*. Im übrigen vgl. Fig. 3, 6 und 9 im I. Teil, Taf. XV. Bezeichnungsweise wie dort.

sp, hier speziell: die das nicht sichtbare, weil umgekippt auf dem Rücken gelagerte »Hautfeld« nach vorn begrenzende XIII. Konvexfalte;
x, der von den beiden proximalwärts zusammenlaufenden Konvexfalten der IX. und XIII. Ader gebildete unpaare konvexe Faltenrücken, welcher Costalwurzelfeld *cw* und Analwurzelfeld *aw* voneinander trennt.

Fig. 2. (Vergr. 12³/₄fach.) Der Hinterflügel in Ruhelage, bei dorsaler Ansicht. Aber das gefaltete Analfeldpaket ist vom Rücken abgehoben und seitwärts umgelegt, so daß die in der Normallage (Fig. 1) nach unten weisende Fläche des Faltenpaketes (d. h. die umgekippten Oberflächenteile des Flügels vgl. die Beschreibung S. 651 f., Stufe a) sichtbar wird. Die Figur zeigt im

besondern die Ansicht der Analfeldwurzel *aw* und ihrer Gelenkteile. Im übrigen vgl. Fig. 3, 6 und 9 im I. Teil, Taf. XV.

x, vgl. Erklärung in Fig. 1;

sp, »Hautfeld«, hinten begrenzt durch die Konvex- *XIII*. Ader;

fu XIII, der das »Hautfeld« vorn begrenzende Faltenrücken der *XIII*. Konvexader, der in *x* mit *fu IX*, der Konvexfalte der *IX*. Ader, zusammen trifft.

Bezeichnungsweise wie im I. Teil.

Fig. 3. (Vergr. $13\frac{1}{2}$ fach.) Der Hinterflügel in Ruhelage, bei seitlicher Ansicht; um besonders die Lage des Costalgelenks *cg* in der Flügelgelenkhöhle und den Verlauf der die Seitenkante des gefalteten Flügelpaketes darstellenden, vereinigten *I*. und *III*. Adern zu zeigen. (Vgl. zunächst mit Fig. 1.)

sp, hier wiederum die das »Hautfeld« nach vorn (außen) begrenzende konvexe, der *XIII*. Ader zugehörige Falte, welche im unpaaren Faltenrücken (vgl. Fig. 1 und 2) *x* mit der konvexen *IX*. Aderfalte zusammen tritt (vgl. auch Fig. 3 im I. Teil, Taf. XV);

fr, Femur der Hinterbeine.

Fig. 4. (Vergr. vgl. mit Taf. XVI, Fig. 17 im I. Teil.) Der hintere Gelenkbezirk des Mesothorakalflügels, das Analgelenk, in Halbruhelage, von oben und der medianen Seite sowie schräg von hinten gesehen (vgl. hierzu Fig. 11, 16 und 17, Taf. XVI und Textfig. 8 im I. Teil).

*a*₁, *a*₂, *a*₃, Tergalgelenkplatten;

*e*₁, *e*₂, *d*, *c*, Analgelenkplatten, Teile des Gelenkfaltenbezirks.

*dh*₁, Teil des Mesonotum;

IIItr, metathorakale Präsegmentallamelle;

*b*₁, Mittelgelenkstück, schräg median-seitlich gesehen; man sieht die Konturen des pleuralen Balkens *a—c*, den verstärkten Seitenrand *f—g*, die Chitinsäule *gf—e* (vgl. Taf. XVI, Fig. 18 im I. Teil);

*b*₂, dessen chitineriger Hinterrandszipfel mit zum Tergit führender Hautfalte
+++ , Andeutung der Lage des Sehnenplättchens *ch*₂.

Druckfehler und Berichtigungen im I. Teil: Das Skelett.

Zu den Tafeln:

Die in Fig. 3 gezeichnete *VIII*. Flügelader ist in der lithographischen Wiedergabe viel zu dick geraten.

Die irrtümlich stehengebliebene Bezeichnung *d* in der gleichen Figur (rechts unten) ist bedeutungslos.

Die Bezeichnung *h* in den Figuren 18 ist nicht in morphologischer Hinsicht gleichbedeutend mit der in den Figuren 10 befindlichen.

Die in Fig. 11 befindliche Trennungslinie zwischen den Skelettteilen *e*₁ und *e*₂ muß sich an ihrem hinteren Ende etwas früher nach rechts biegen, etwa gegen die die Teile *b*₁ und *b*₂ trennende Furchung.

Im Text:

S. 268, erste Zeile lies: Gedanke, einen.

S. 269, Zeile 7 von oben lies: Entwicklungsgeschichte.

S. 289, Zeile 7 von unten lies: durch den äußerst kräftigen.

- S. 292, Zeile 15 von unten lies: von diesen, statt von diesem.
 S. 292, Zeile 12 von unten lies: den phylogenetisch, statt dem phylogenetisch.
 S. 296, Zeile 3 von unten lies: die hintere Hälfte des Innenrandes werde als Hinterrand *ab* besonders bezeichnet.
 S. 297, Zeile 7 von unten lies: die Apodeme gering, die unpaare Apophyse gar nicht usw.
 S. 298, Zeile 20 von unten: trapezförmige statt trapezförmig.
 S. 301, Zeile 17 von oben (1. Zeile des neuen Absatzes) lies: - notum AMANS statt notum AMANS.
 S. 307, Zeile 20 von unten lies: antérieur statt antérieure.
 S. 307, Zeile 14 von unten, statt Fig. 5 ist zu lesen: Tafelfigur 9 (I. Teil).
 S. 313, Zeile 7 von oben lies: gegen den Thorax hin an Durchmesser abnimmt.
 S. 324, Zeile 3 von oben: a_2 (statt d_2).
 S. 335, Zeile 3 von oben: Hinter das Wort Steg ist ein Komma zu setzen.
 S. 343, vorletzte Zeile des Absatzes »Vergleichung« lies: — in letzterem Sinne nicht unwahrscheinlich.

Druckfehler und Berichtigungen im II. Teil: Die Muskulatur. (Vgl. bereits S. 521.)

- S. 356, Zeile 19 von oben lies besser: Halshautmuskeln, statt Nackenmuskeln.
 S. 403, Textfig. 2: Der Verlauf des Muskels pm_6 ist insofern nicht zutreffend abgebildet, als der Muskel im Bilde den Apodemzinken verdecken muß, da er ja vor, bzw. hinter demselben verläuft.
 S. 450, Zeile 4 von unten lies: bieten die nach hinten intersegmentalen.
 S. 462, Zeile 8 von unten: fällt hinter *Iaism* das Komma fort.
 S. 471. Die Überschrift »Die sternale Muskulatur« muß die Ziffer 4 erhalten.
 S. 514, erste Zeile oben, lies: Teil III, z. B. Abschn. I, c und II, c. 2 statt Abschn. B.
 S. 521, Anm. 22. Das von CHOLONKOWSKY (1886, Nr. 148) erwähnte Zitat habe ich auf S. 242 der mir zugänglichen Ausgabe »première année« des »Cours d'entomologie« nicht finden können.

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.

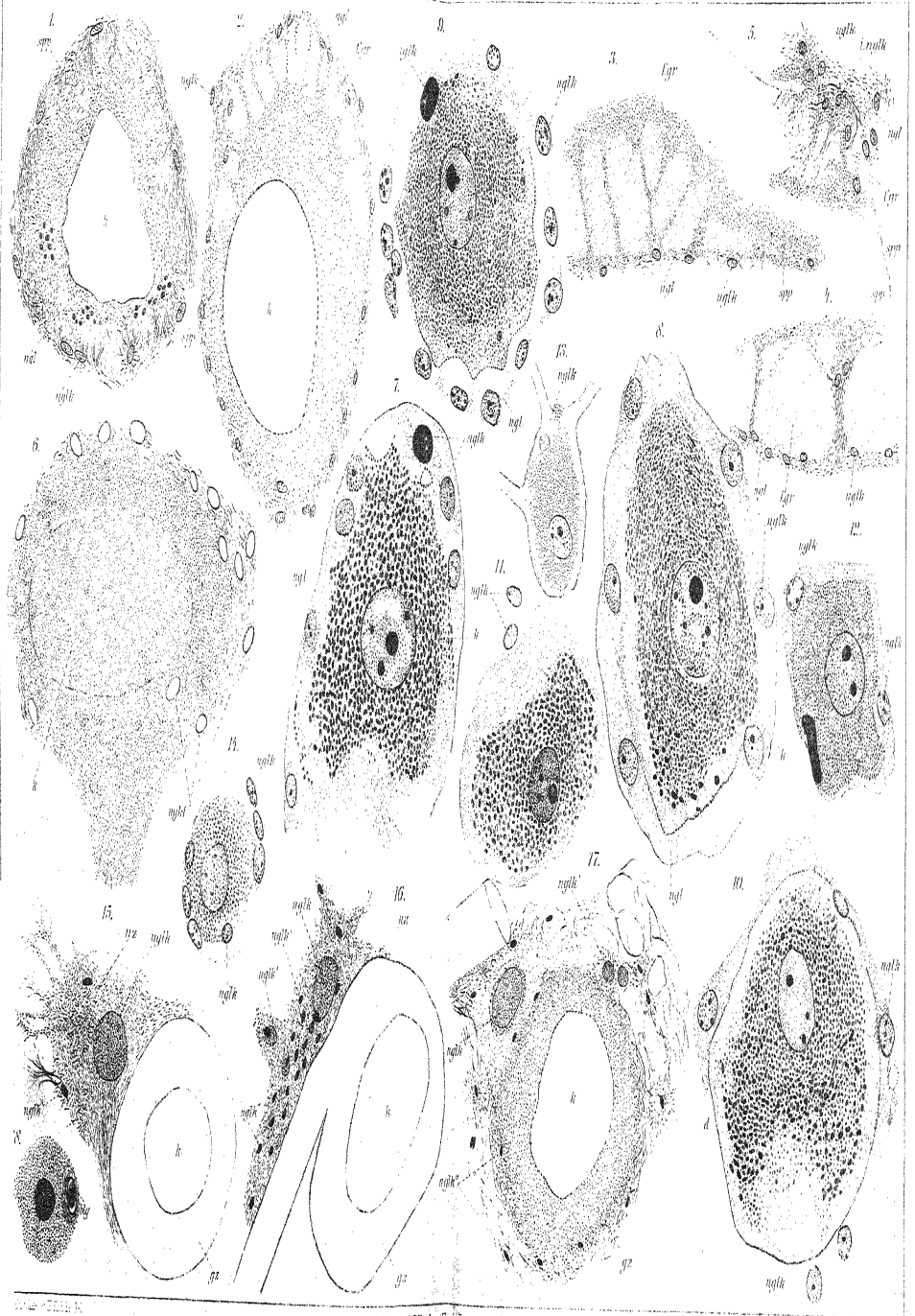




Fig. 1.

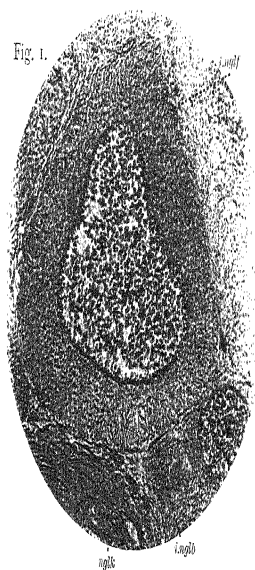


Fig. 2.

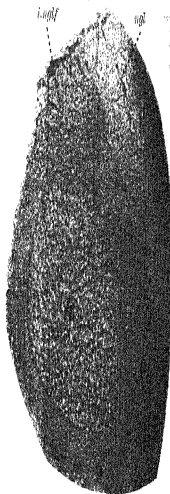


Fig. 3.



Fig. 5.

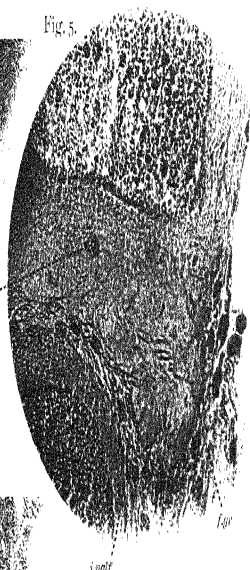
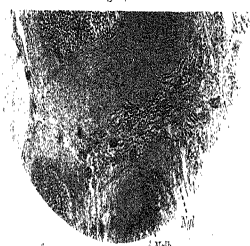


Fig. 4.



angl

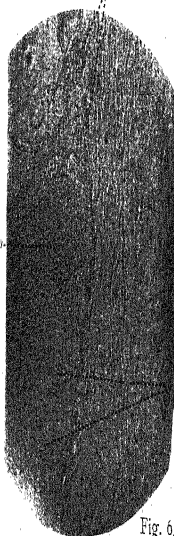


Fig. 6.

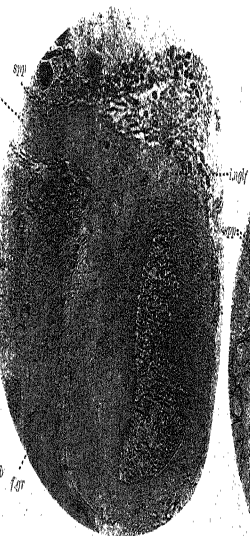


Fig. 7.



Fig. 8.

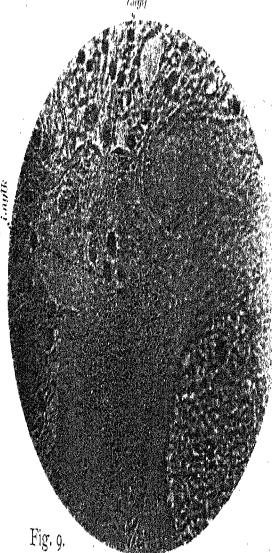
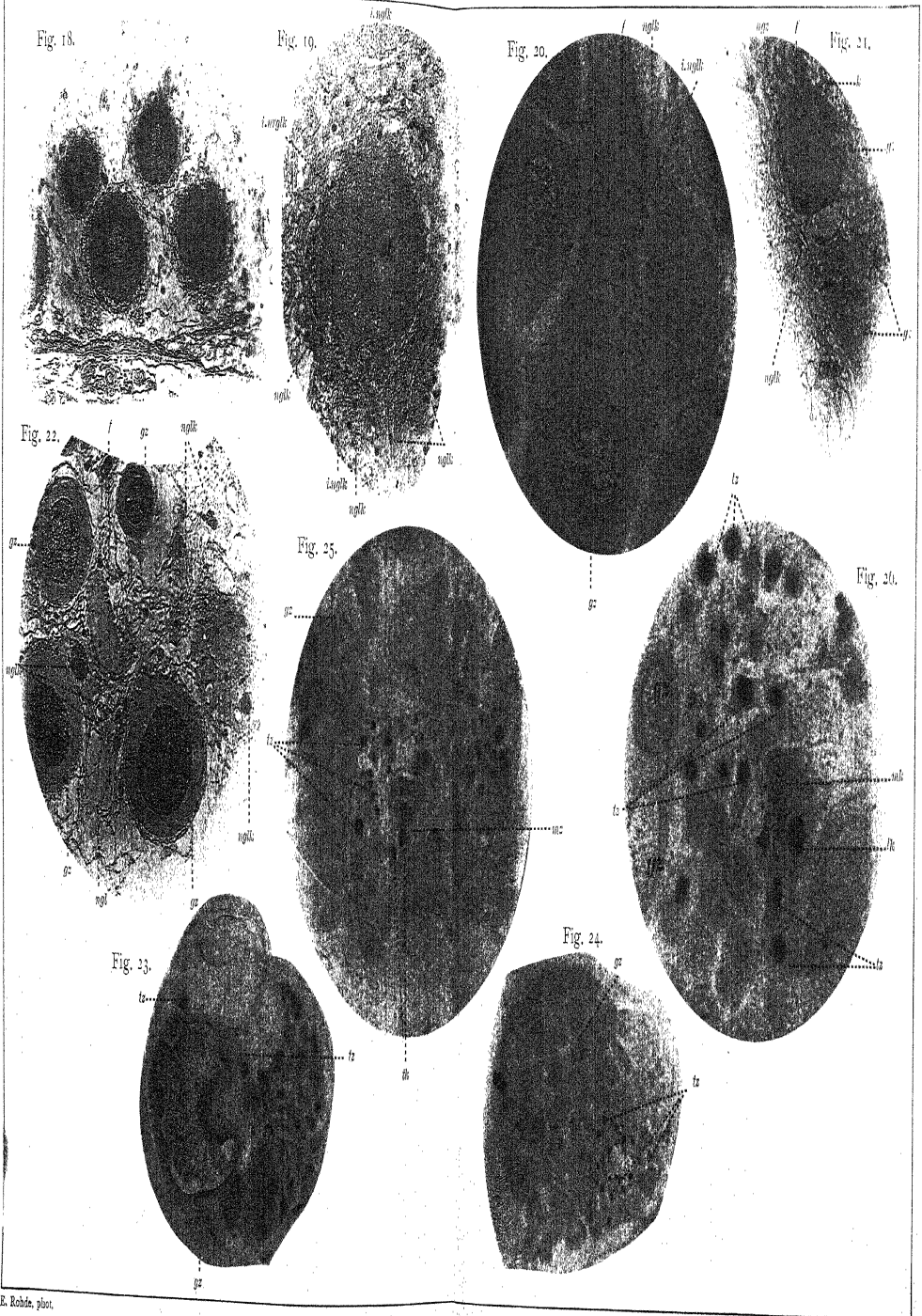


Fig. 9.



E. Rohde, phot.

Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig.

Lithdruck von C. G. Röder, Leipzig.

Fig. 27.

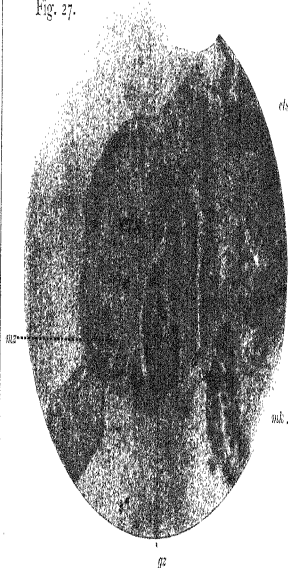


Fig. 28.



Fig. 29.

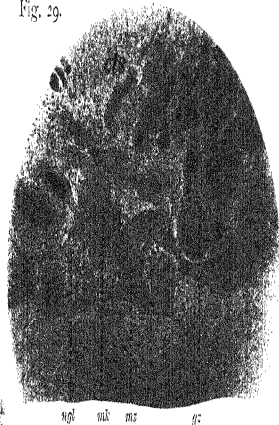


Fig. 32.



Fig. 30.

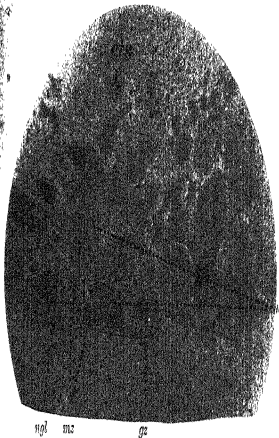


Fig. 33.

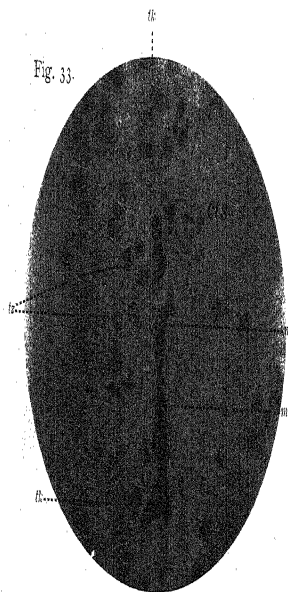


Fig. 34.

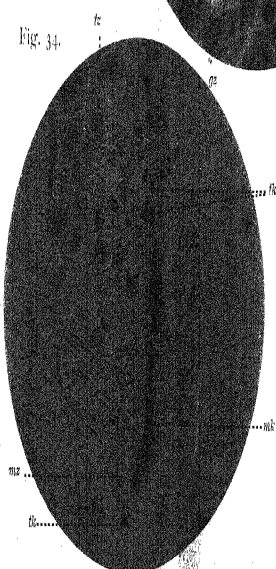
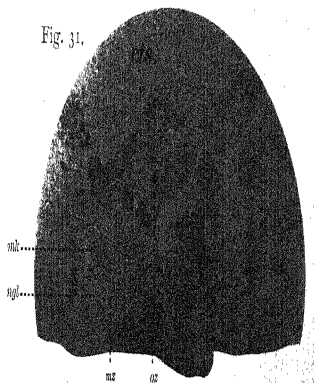


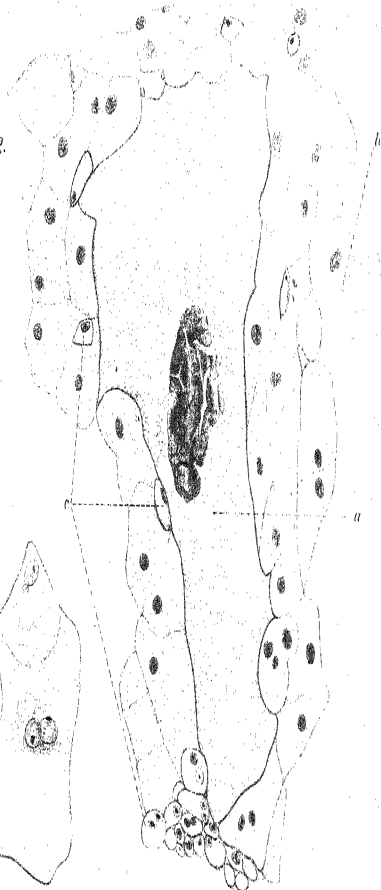
Fig. 31.



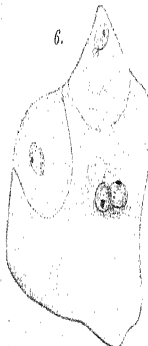
1.



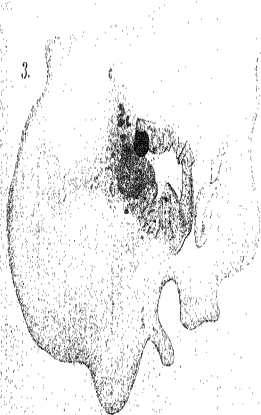
2.



6.



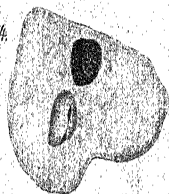
3.



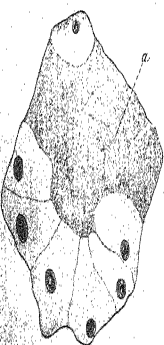
5.



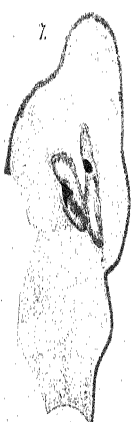
4.



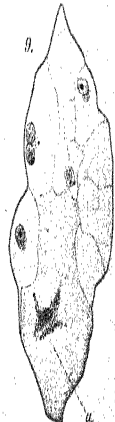
8.



7.



9.

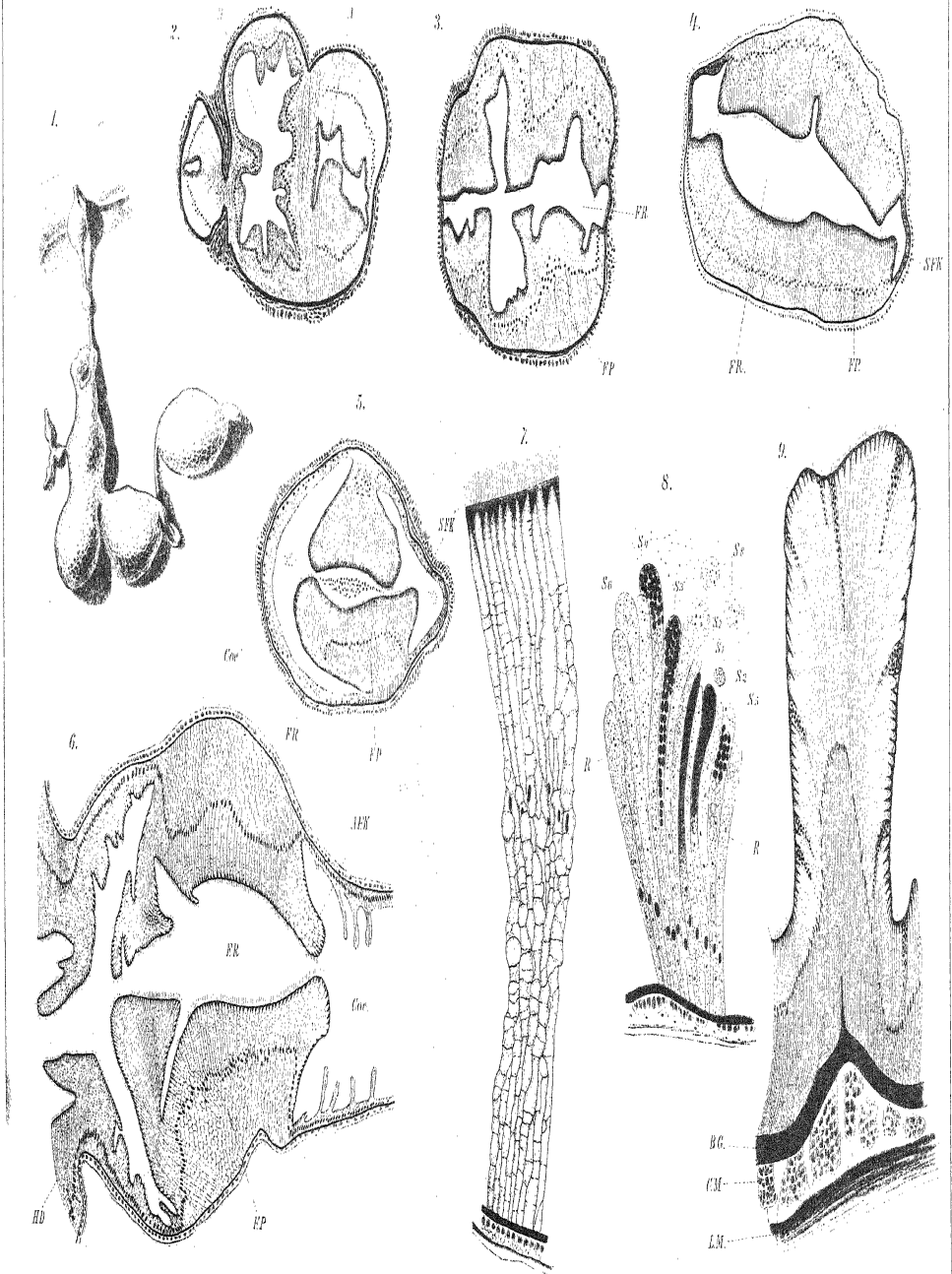


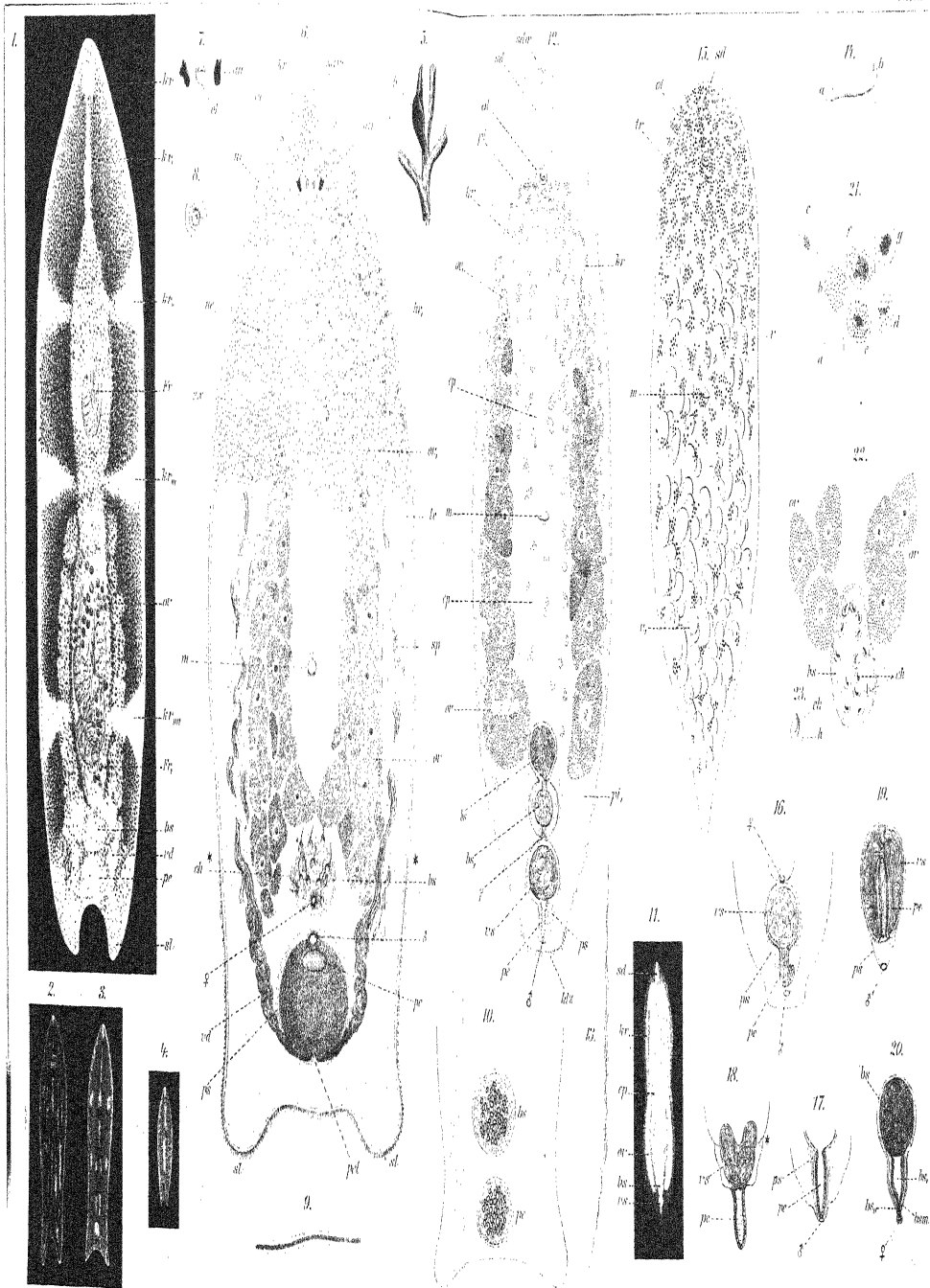


Verlag von

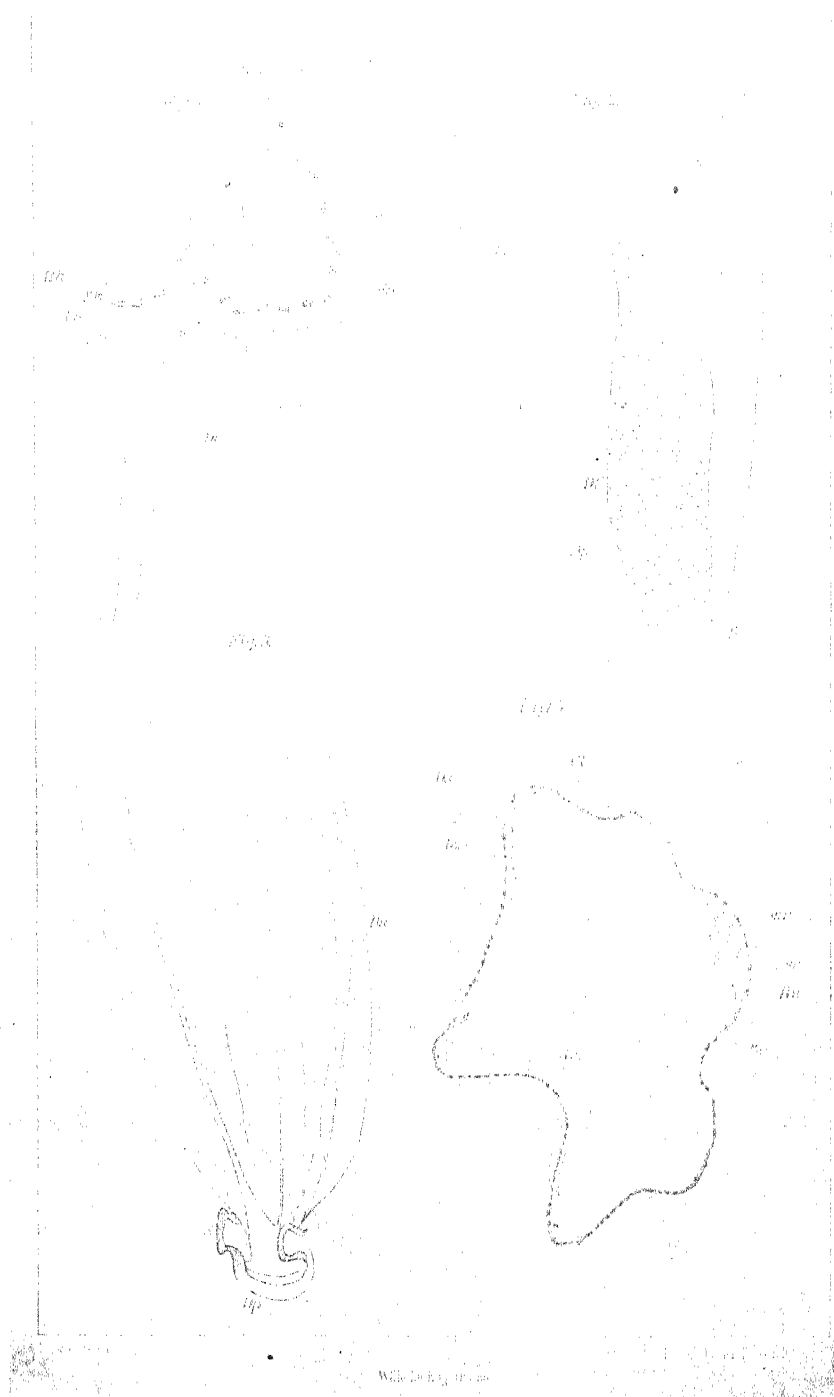
Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig

Verlag von









Wilde (1914) (1915)



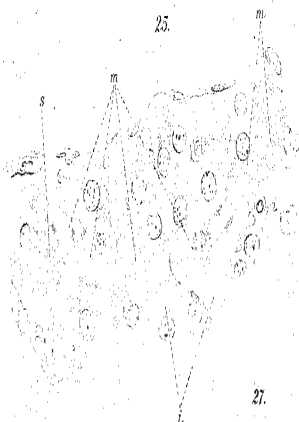
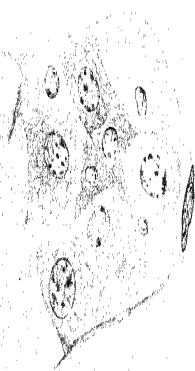
13.

19.

21.

25.

28.



29.



27.



30.



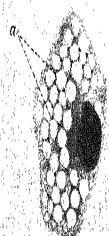
32.



35.



34.



26.



31.



33.



24.



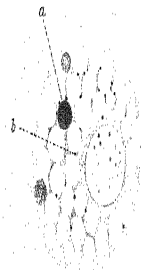
18.



23.



15.



17.



20.



14.

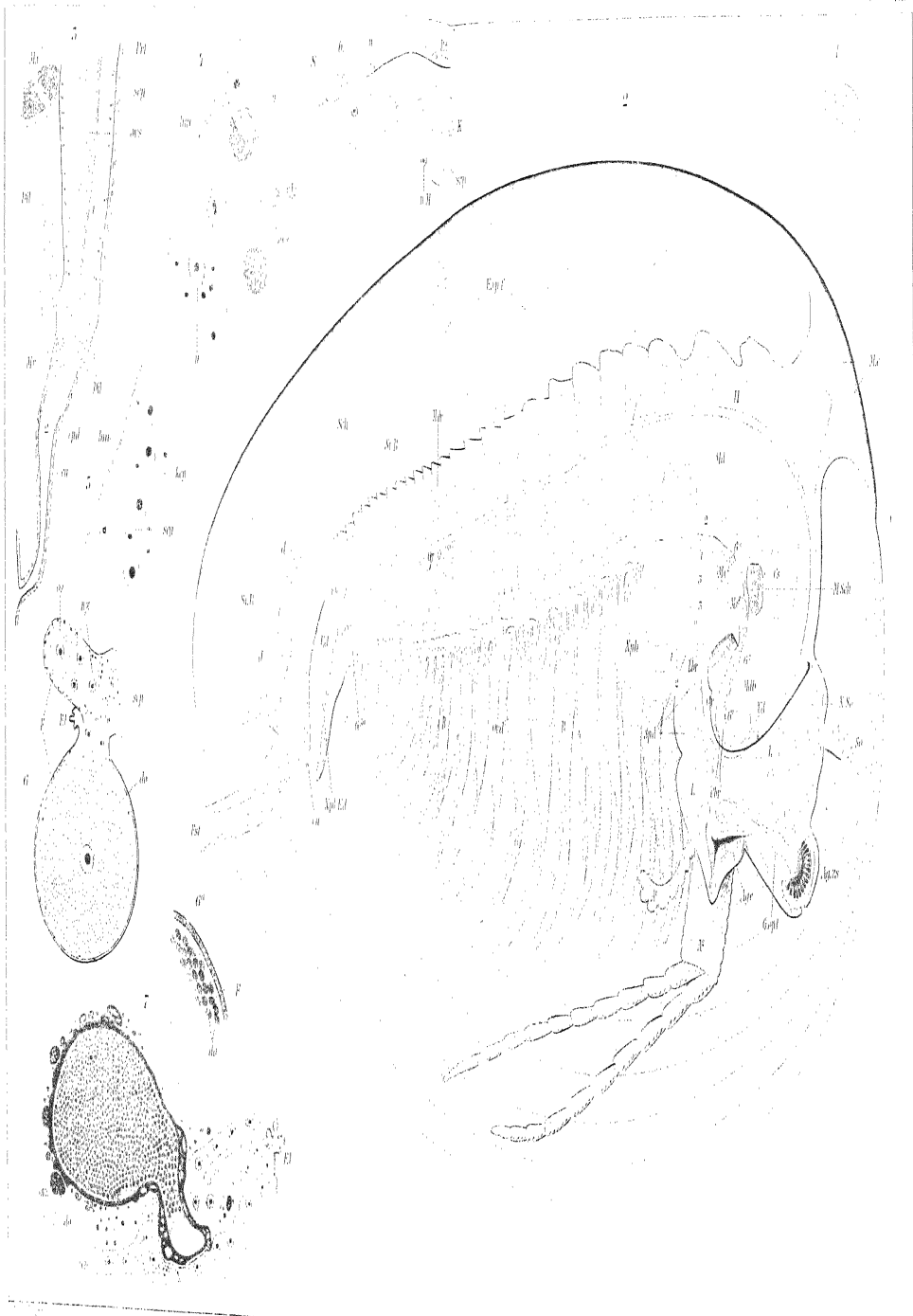


16.

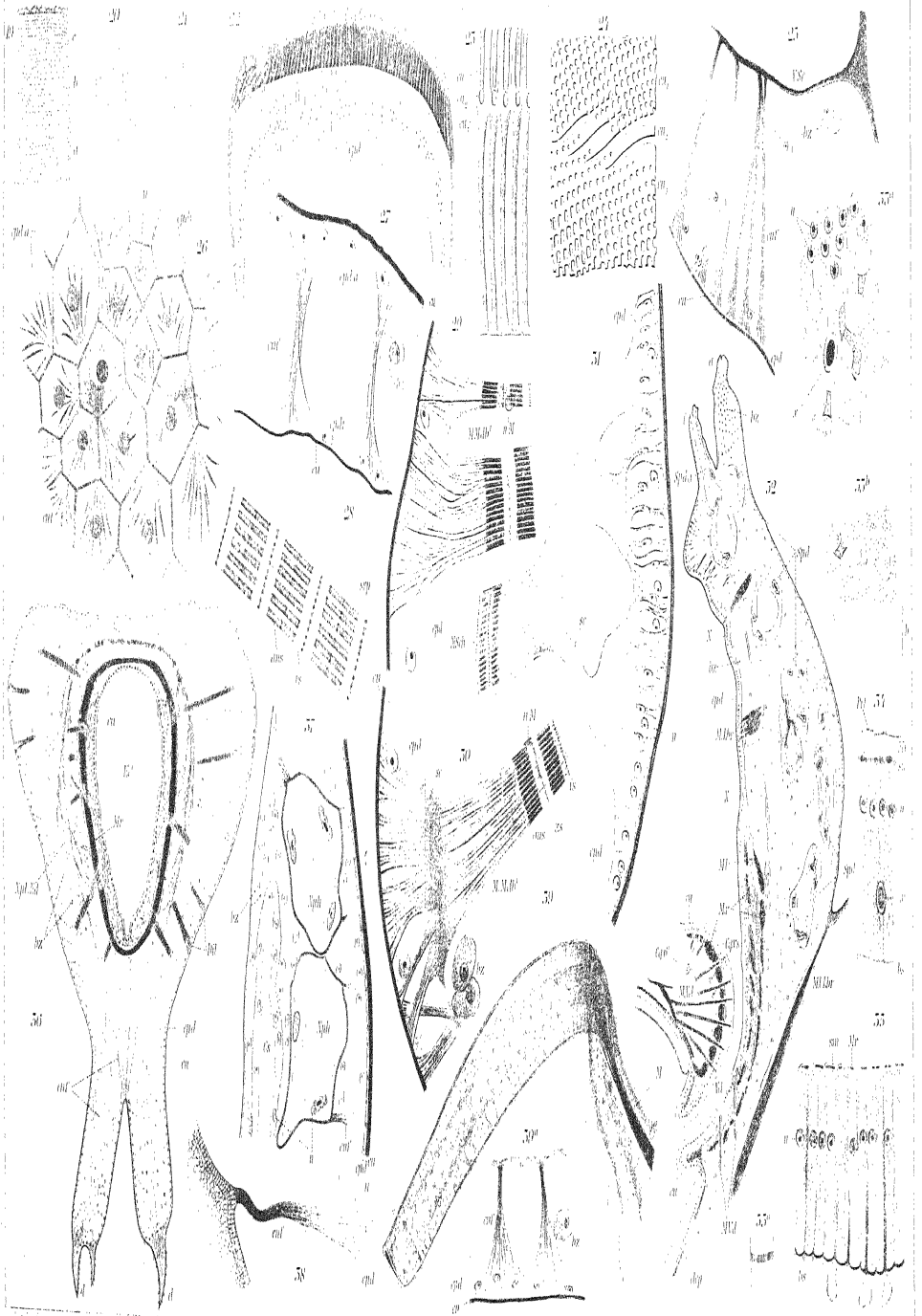


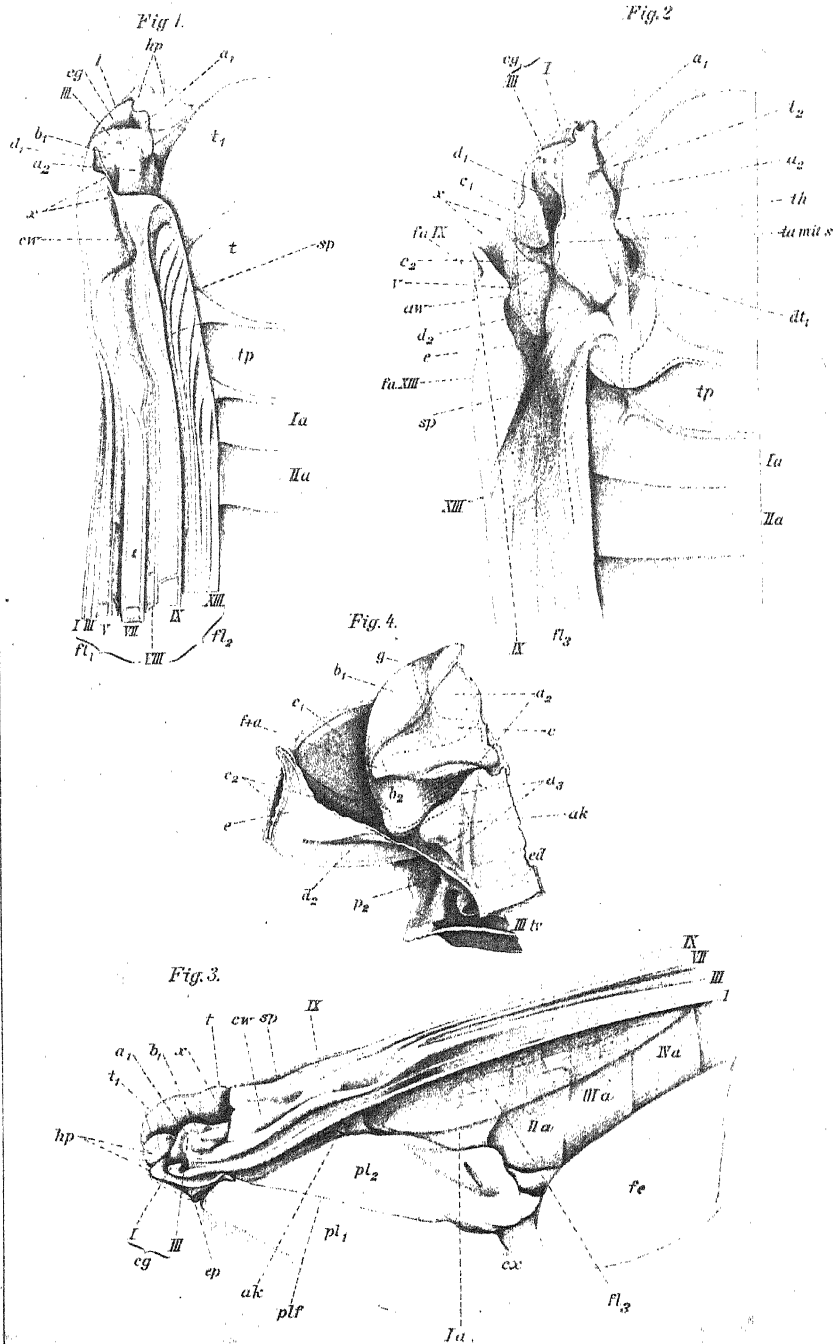
12.











Fr Voss gez.

Lith. Anst. Julius Neumann, Leipzig.

I. A. R. I. 75.

IMPERIAL AGRICULTURAL RESEARCH
INSTITUTE LIBRARY
NEW DELHI.

[illegible]